

Série A, N° 905.

N° D'ORDRE 1.722.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. Henri V. VALLOIS

Professeur d'Anatomie à la Faculté de Médecine
de Toulouse.

1^{re} THÈSE : *Les transformations de la musculature de l'épi-
some chez les vertébrés.*

2^e THÈSE : *Propositions données par la Faculté.*

Soutenues le **20 OCT** 1922 devant la Commission d'examen.

MM. G. PRUVOT, *Président.*

JOLEAUD }
COMBES } *Examineurs.*

PARIS

LIBRAIRIE OCTAVE DOIN

GASTON DOIN, ÉDITEUR

8, PLACE DE L'ODÉON, 8

1922



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551606_0013

THÈSES

POUR LE DOCTORAT ÈS SCIENCES NATURELLES

Série A, N° 905.
N° D'ORDRE 1.722.

THÈSES

PRÉSENTÉES

À LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. Henri V. VALLOIS

Professeur d'Anatomie à la Faculté de Médecine
de Toulouse.

1^{re} THÈSE : *Les transformations de la musculature de l'épi-
some chez les vertébrés.*

2^e THÈSE : *Propositions données par la Faculté.*

Soutenues le 20 OCT 1922 devant la Commission d'examen.

MM. G. PRUVOT, *Président.*

JOLEAUD }
COMBES } *Examineurs.*



PARIS

LIBRAIRIE OCTAVE DOIN

GASTON DOIN, ÉDITEUR

8, PLACE DE L'ODÉON, 8

1922

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen MOLLIARD, *Professeur*, Physiologie végétale.

Doyen honoraire. P. APPELL.

Professeurs honoraires. { P. PUISEUX.
VÉLAIN.
BOUSSINESQ.
BOUTY.

Professeurs. { E. PICARD. Analyse supérieure et algèbre supérieure.
Gaston BONNIER. Botanique.
KœNIGS. Mécanique physique et expérimentale.
GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
HALLER. Chimie organique.
JOANNIS. Chimie (Enseignement P. C. N.).
JANET. Electrotechnique générale.
WALLERANT. Minéralogie.
ANDOYER. Astronomie.
PAINLEVÉ. Mécanique analytique et mécanique céleste.
HAUG. Géologie.
H LE CHATELIER. Chimie générale.
Gabriel BERTRAND. Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE. Physique générale.
CAULLERY. Zoologie (Évolution des êtres organisés).
C. CHABRIÉ. Chimie appliquée.
G. URBAIN. Chimie minérale.
Emile BOREL. Calcul des probabilités et Physique mathém.
MARCHIS. Aviation.
JEAN PERRIN. Chimie physique.
G. PRUVOT. Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
ABRAHAM. Physique.
CARTAN. Mécanique rationnelle.
Cl. GUICHARD. Géométrie supérieure.
LAPIQUE. Physiologie.
GENTIL. Géographie physique.
VESSIOT. Théorie des groupes et calcul des variations.
COTTON. Physique théorique et Physique céleste.
DRACH. Mathématiques générales.
C. FABRY. Physique.
Charles PÉREZ. Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
Léon BERTRAND. Géologie appliquée.
MAURAIN. Physique du globe.
DANGEARD. Botanique P. C. N.
N... Botanique.
N... Physique.
N... Application de l'analyse à la géométrie.

LEDUC Physique.
HÉROUARD Zoologie.
Rémy PERRIER Zoologie (Enseignement P. C. N.).
LESPIEAU Chimie.
SAGNAC. Physique théorique et Physique céleste.
RABAUD. Biologie expérimentale.
PORTIER. Physiologie.
BLAISE Chimie organique.
PÉCHARD. Chimie (Enseignement P. C. N.).

Secrétaire. Daniel TOMBECK.

LES TRANSFORMATIONS
DE LA
MUSCULATURE DE L'ÉPISOME
CHEZ LES VERTÉBRÉS

INTRODUCTION

Chez tous les vertébrés, à l'exception des cyclostomes, la musculature du tronc est divisée en deux parties : l'une dorsale ou de l'épisome, l'autre ventrale ou de l'hyposome. Cette subdivision, qui apparaît à un stade très précoce de la vie embryonnaire, doit être considérée comme fondamentale.

Chez les poissons, les muscles de l'épisome sont nettement distincts de ceux de l'hyposome. Couchés sur la face dorso-latérale de la colonne vertébrale, ils s'étendent depuis la région postérieure du crâne, jusqu'à la nageoire caudale. En dedans, ils atteignent la ligne médiane; en dehors, ils débordent largement sur les côtes et atteignent la ligne latérale. Ils arrivent ainsi en contact avec les muscles de l'hyposome mais, entre les deux, s'interpose une cloison conjonctive, le septum horizontal.

Ces rapports primitifs, si simples, se modifient chez la plupart des vertébrés tétrapodes : il y a d'abord disparition du septum horizontal, d'où contiguité directe entre les muscles de l'épisome et ceux de l'hyposome. Mais le phénomène le plus important est une conséquence du

rôle de plus en plus considérable que jouent les membres dans la locomotion. Les muscles de leur racine, et ceci est surtout vrai pour le membre antérieur, ne restent plus localisés à la moitié ventrale du corps : augmentant en nombre et en volume, ils débordent sur sa moitié dorsale et peuvent arriver, comme c'est le cas pour les mammifères, à la recouvrir totalement. Au lieu d'être directement sous-cutanés, comme chez les poissons, les muscles de l'épisome sont maintenant devenus profonds ; ils se sont en même temps rétrécis, se limitant presque exclusivement à la face dorsale des vertèbres ; ils constituent ce que les anthropotomistes appellent muscles spinaux ou muscles des gouttières vertébrales.

Mais, quels que soient leur position ou leur volume, qu'ils forment, comme chez les poissons, la totalité des muscles de la moitié dorsale du corps, ou qu'ils ne constituent plus, comme chez les mammifères, que la portion profonde des muscles du dos, les muscles de l'épisome sont toujours faciles à distinguer de ceux de l'hyposome grâce au criterium de l'innervation. On peut en effet établir, comme une règle presque constante, que *les premiers sont innervés par les branches dorsales des nerfs rachidiens, tandis que les seconds sont innervés par leurs branches ventrales.*

Dérivés du feuillet musculaire des protovertèbres, les muscles de l'épisome sont, chez l'embryon, métamériquement segmentés par des cloisons transversales ou myoseptes. Chez la majorité des poissons, cette segmentation persiste quoique avec un certain remaniement ; mais, chez la plupart des tétrapodes, elle disparaît en même temps que la masse épisomatique se scinde en un grand

nombre de muscles à disposition extrêmement complexe, et dont la difficulté d'interprétation est telle que, même pour l'homme, on n'est pas encore arrivé à établir un schéma d'ensemble satisfaisant : les descriptions sont presque aussi variées que les auteurs.

Il est probable que c'est dans cette complexité des muscles spinaux de l'homme et, d'une façon générale, des tétrapodes, qu'il faut voir la cause de la rareté des travaux d'ensemble sur cette question. Alors que sur l'anatomie comparée des muscles de l'hyposome, surtout en ce qui concerne les membres, les travaux abondent et, qu'à l'heure actuelle, il n'est pour ainsi dire plus un groupe musculaire de ceux-ci dont les transformations chez les vertébrés n'aient été étudiées, aucun travail comparatif détaillé n'existe encore sur la musculature de l'épisme. Quelles sont les modifications qu'ont subies ces muscles dans les différentes classes des vertébrés, comment les muscles métamériques des vertébrés inférieurs se rattachent-ils aux longs muscles spinaux des mammifères, quelle est la signification exacte des nombreuses couches que présentent ceux-ci, est-il possible, en se basant sur l'anatomie comparée, d'établir enfin pour eux une classification rationnelle, existe-t-il un rapport entre les adaptations locomotrices si variées dans l'ensemble des vertébrés et la structure de la masse de l'épisme, autant de questions qu'aucun travail d'ensemble n'a abordées et que nous allons essayer, autant que faire se pourra, de résoudre.

C'est sous l'inspiration de M. le professeur VIALLETON que nous avons exécuté ce travail; il nous en a donné l'idée et, durant nos recherches, nous avons souvent eu recours à ses conseils qu'il ne nous a jamais ménagés.

Qu'il nous permette de l'assurer de notre entière reconnaissance et de notre profond dévouement.

Nous assurons aussi de notre bien vive gratitude notre maître, M. le professeur GILIS qui s'est intéressé à notre étude et a mis sans compter à notre disposition toutes les ressources de son laboratoire.

Notre plan d'études sera le suivant :

Après deux chapitres préliminaires consacrés le premier à un bref historique de cette question peu étudiée, le second à l'exposition des principes qui nous ont guidé au cours de notre rédaction, nous abordons la description des muscles de l'épisome dans les différentes classes des vertébrés. Nous laissons de côté les cyclostomes, vertébrés où l'épisome n'est pas isolable et chez qui, du reste, vu la structure histologique si spéciale des myomères, une comparaison précise avec les gnathostomes est difficile.

Dans autant de chapitres, nous étudions les muscles des poissons, des batraciens, des reptiles, des oiseaux et des mammifères. Un chapitre d'ensemble, où nous tentons d'établir les grandes lignes suivant lesquelles se sont transformés les muscles de l'épisome et les facteurs morphologiques de ces transformations clôt notre travail.

CHAPITRE PREMIER

LES THÉORIES GÉNÉRALES ÉMISES SUR LA MUSCULATURE DE L'ÉPISOME

Cet historique sera, forcément, très bref.

Il existe d'abord, en ce qui concerne la myologie des vertébrés, un certain nombre de monographies, rares pour les non mammifères, très nombreuses pour les mammifères. Mais, dans toutes ces monographies, les paragraphes destinés aux muscles spinaux sont, d'une manière générale, très réduits ; de plus, il est exceptionnel que la description en soit faite à un point de vue comparatif. Nous n'en tiendrons donc pas compte dans ce chapitre ; c'est quand nous étudierons l'épisome dans chaque classe des vertébrés que nous comparerons, muscle par muscle, nos propres descriptions à celles des auteurs. Ce que, dans cet exposé historique, nous tenons à mettre en relief ce sont les théories générales et non les faits particuliers.

Les traités d'anatomie comparée proprement dits, envisageant les muscles à un point de vue d'ensemble, sont à peu près les seuls ouvrages dans lesquels on se rend compte qu'un effort a été fait pour essayer de coordonner les descriptions hétérogènes disséminées dans les nombreuses monographies. Mais ce n'est que progressivement que s'est affirmé cet effort et on remarque de plus qu'il s'est toujours exercé du complexe au simple, en d'autres termes, que la principale préoccupation des

anatomistes a beaucoup plus été de retrouver chez les vertébrés inférieurs les grandes divisions que montraient les muscles spinaux de l'homme que de tâcher d'expliquer la disposition de ceux-ci par la transformation progressive de la musculature à partir des ichthyopsidés.

Le premier ouvrage où une large place ait été réservée à la myologie est celui de CUVIER (1835), mais il n'y a encore que très peu de données sur les rapports des muscles entre les différentes classes des vertébrés. Au cours de ses descriptions, à propos de tel ou tel muscle, il arrive, incidemment, que l'auteur signale une analogie avec un muscle d'un animal d'une autre classe, mais ce sont là, en général, des faits isolés, et une vue d'ensemble à proprement parler n'existe pas encore.

Guidé par son grand principe de l'unité d'organisation des vertébrés, CUVIER a cependant essayé de retrouver, chez les vertébrés inférieurs, les principales divisions qu'il reconnaît aux muscles spinaux de l'homme. C'est ainsi qu'il décrit chez les poissons les trois grandes bandes musculaires, épineux du dos, long dorsal et sacro-lombaire, qu'il retrouve chez les reptiles et les mammifères. Mais ses divisions ne tiennent pas compte de la séparation majeure qu'indique le septum horizontal et nous verrons, en étudiant les poissons, que leurs muscles spinaux, tels que CUVIER les comprend, sont en partie hyposomatiques.

Dans le traité de MECKEL (1836), les descriptions myologiques sont beaucoup plus nombreuses et plus longues que celles de CUVIER. Mais il ne s'agit plus, à vrai dire, que d'une vaste compilation de monographies et de dissections : çà et là, quelques comparaisons d'un muscle à

un autre, mais aucune théorie générale, aucune tentative d'explication.

JOH. MÜLLER (1834) semble être le premier anatomiste qui ait vraiment essayé de coordonner en une description d'ensemble les muscles du dos des vertébrés.

Le point de départ de cet auteur est la musculature du tronc et de la queue des poissons. Il considère celle-ci comme formée, de chaque côté, par quatre séries longitudinales de cônes musculaires emboîtés : la première constitue les muscles dorsaux, les deux suivantes les muscles latéraux, la dernière les muscles ventraux. C'est entre les deux séries latérales que s'interpose le septum horizontal. Chez les Proteidae, les quatre séries longitudinales existent toujours, mais elles sont maintenant formées de tranches musculaires successives, et non plus de cônes. Chez les salamandres et, à partir d'elles, chez tous les vertébrés terrestres, les muscles latéraux font défaut. Seules subsistent les séries ventrale et dorsale ; c'est cette dernière qui va fournir tous les muscles de l'épisome. A cet effet, elle se subdivise, chez les Lacertidae, en deux tractus secondaires, l'un externe, encore cloisonné métamériquement, l'autre interne où les myoseptes tendent à disparaître. Chez les mammifères, le tractus externe donne le long dorsal et l'ilio-costal ; l'interne donne le transversaire épineux et l'épineux. Le tableau ci-dessous résume, dans ses grandes lignes, la théorie de J. MÜLLER :

POISSONS	PROTEIDAE	SALAMAN- DRIDAE	LACER- TIDAE	MAMMIFÈRES
Série des cônes dor- saux.	M. dorsaux.	M. dorsaux.	{ Tractus externe.	{ Ilio-costal. Long dorsal.
Série sup. des cônes latéraux.	Partie sup. des M. latéraux.	o		
			{ Tractus interne.	{ Epineux. Transversaire épineux.

CARUS (1838) considère que le passage entre le type des poissons et celui des vertébrés tétrapodes est assuré par les serpents¹ : chez ceux-ci, la musculature spinale est composée de plusieurs couches musculaires dont la disposition d'ensemble rappellerait celle des poissons, mais dont les faisceaux profonds seraient déjà conformés comme ils le seront chez l'homme. En passant par les batraciens, on arrive aux sauriens où la musculature dorsale acquiert le type définitif des tétrapodes. Parmi les mammifères, le type le plus simple serait celui des cétacés, où l'épisome ne comprend que deux muscles très semblables à ceux des poissons.

STANNIUS (1849) n'admet chez les poissons qu'un grand muscle latéral formé de trois séries de cônes creux emboîtés ; il n'y aurait pas de vrais muscles dorsaux. Il n'y a pas non plus de muscles entre les apophyses vertébrales. Chez les batraciens, la structure segmentaire persiste, mais l'auteur ne parle plus de cônes. Chez les reptiles, les muscles du dos se divisent en une partie externe qui correspond à l'ilio-costal et au long dorsal et une interne qui correspond à l'épineux, au demi-épineux et au transversaire épineux. Ces muscles ne sont plus métamériques, mais ils présentent de nombreux tendons qui doivent être regardés comme les restes évidents des ligaments intermusculaires des urodèles et des poissons, « ainsi qu'on le voit sur une coupe transversale, ils se dirigent obliquement d'arrière en avant et de haut en bas, puis se recourbent d'avant en arrière » (25, p. 189). STANNIUS signale, de plus, que chez les reptiles on voit

1. Dans un mémoire ultérieur (1851), CARUS écrit que la différenciation des muscles du dos commence dès les poissons, chez les raies, où l'épisome est divisé en une masse interne et une externe.

s'individualiser pour la première fois les muscles inter-épineux et intertransversaires ainsi que les petits muscles postérieurs de la tête.

Dans l'ensemble, les idées de STANNIUS sont analogues à celles de MÜLLER, mais exposées avec plus de détails. Il faut cependant remarquer que l'auteur ne spécifie pas à quelles parties exactes du grand muscle latéral des poissons correspondent les muscles spinaux des reptiles. De plus, quand il décrit les muscles des mammifères et des oiseaux, il ne signale pas leurs homologues particulières : quels sont les représentants reptiliens de formations comme le splenius, les complexus, le digastrique de la nuque ? Autant de questions que STANNIUS ne se pose pas.

Pour OWEN (1866) la masse dorsale commence à se différencier en muscles distincts dès les urodèles. Cet auteur décrit en effet le muscle dorsal de la salamandre comme formé de deux portions, l'une médiane qui se fixe sur les arcs neuraux et les apophyses épineuses, l'autre latérale. Chez les amniotes, la première donnera, au niveau du tronc, le muscle épineux et le multifide, au niveau de la nuque, l'épineux et le demi-épineux du cou, le grand complexus et le digastrique. La seconde donnera, au niveau du tronc, l'ilio-costal et long dorsal, au niveau de la nuque, le transversaire du cou et le petit complexus. D'autre part, OWEN montre que la segmentation de ces muscles, encore nette chez les amphibiens, disparaît chez les reptiles. D'après lui, la formation de muscles longs, traversant plusieurs segments du corps sans intersections tendineuses, est due à la fusion de plusieurs myomères ; il se passerait là quelque chose d'analogue à la synostose des vertèbres occipitales par exemple.

HENLE (1871)¹ quoiqu'ayant limité ses descriptions aux muscles spinaux de l'homme, doit cependant être mentionné dans ce chapitre car, autant que nous avons pu en juger, c'est le premier anatomiste qui ait décrit d'une manière rationnelle la masse des gouttières vertébrales, s'efforçant de faire rentrer dans quelques grands systèmes bien définis les nombreux muscles que les anthropotomistes avaient l'habitude d'y décrire au dos, aux lombes et à la nuque. Mettant à part le splenius, HENLE divise les muscles spinaux en faisceaux longs, superficiels, et faisceaux courts ou profonds. Les faisceaux longs forment trois grands systèmes : celui du sacro-spinalis, celui du spinalis, celui du transverso-spinalis. Le premier comprend l'ilio-costalis et le longissimus, que l'auteur allemand prolonge jusqu'à la tête, y rangeant des muscles comme le petit complexe ou le cervical ascendant qu'auparavant on décrivait à part. Le second comprend deux muscles : spinalis dorsi et spinalis cervicis. Quant au système du transverso-spinalis, il est formé de trois couches, le semi-spinalis (y inclus le grand complexe qui n'en serait que la partie céphalique), le multifidus et les rotatores.

Sous ces muscles longs, sont situés les muscles courts, interépineux et intertransversaires, auxquels HENLE ajoute les releveurs des côtes et le droit latéral.

HUXLEY (1875) divise la musculature en deux parties : un système épisquelettique, qui naîtrait des protovertèbres (comme les vertèbres et les ganglions spinaux !) et, par suite, serait métamérisé ; un système hyposquelettique qui se développerait plus tard, ventralement au

1. C'est la date de la 2^e édition ; si nos renseignements sont exacts, la 1^{re} édition date de 1858.

précédent. La séparation entre les deux systèmes est indiquée par les vertèbres, puis les côtes et les branches ventrales des nerfs spinaux. Chez les poissons, les muscles épisquelettiques existent seuls et forment les muscles latéraux du tronc. Chez les vertébrés supérieurs, ils se subdivisent en une partie latéro-dorsale et une latéro-ventrale. C'est aux dépens de la première que se formeraient tous les muscles spinaux ainsi que les releveurs des côtes, les intertransversaires et les droits latéraux.

SCHNEIDER, dans un travail que nous résumons quelques lignes plus loin, écrit (24, p. 107) que c'est HUXLEY qui a introduit le criterium de l'innervation pour les muscles spinaux. Nous n'avons cependant pas pu trouver dans HUXLEY le passage incriminé, et, du reste, ce qui précède montre que la division de l'auteur anglais en muscles épisquelettiques et hyposquelettiques est totalement différente de celle que nous avons adoptée en épisome et hyposome.

CHAPPUIS (1877) s'est borné à l'étude des petits muscles postérieurs de la tête. Il a montré que ceux-ci formaient, chez les reptiles, une masse unique qui se porte des apophyses épineuses des deux ou trois premières vertèbres à l'occipital. Le premier nerf dorso-cervical traverse cette masse et la clive en deux faisceaux, interne et externe, plus ou moins isolés. Chez les oiseaux, l'isolement est complet. Chez les mammifères, le faisceau interne donne, par dédoublement, les droits postérieurs, le faisceau externe prend en passant une attache à l'apophyse transverse de l'atlas et est ainsi coupé pour former les deux obliques.

Ce travail de CHAPPUIS est, en ce qui concerne l'épisome, le premier travail véritable d'anatomie comparée qui ait

suivi systématiquement un groupe musculaire à travers les diverses classes des vertébrés terrestres.

SCHNEIDER (1879) a surtout étudié les modifications dans les insertions des fibres musculaires. Chez l'amphioxus et les cyclostomes, les fibres musculaires de la région dorsale sont toutes tendues uniquement entre deux myoseptes consécutifs : la musculature est dite primaire. Chez les poissons, les urodèles et les têtards d'anoures, on voit apparaître des muscles secondaires caractérisés par ce fait qu'ils s'étendent entre deux pièces osseuses, côtes ou vertèbres. Au moment de la métamorphose des anoures, les muscles primaires, interligamenteux, sont résorbés : à leur place apparaît une nouvelle formation, le muscle extenseur du dos, fait de fibres longues. Tous les amniotes sont bâtis sur le type des anoures adultes ; il n'y a plus de fibres intermyoseptales ; leur musculature est uniquement secondaire.

WIEDERSHEIM (1886)¹ admet que la partie dorsale du muscle latéral des poissons se modifie, chez les urodèles, en ce que ses fibres profondes prennent des attaches osseuses. Chez les vertébrés supérieurs, ces fibres deviennent les muscles intercostaux et intertransversaires ; les fibres superficielles donnent naissance d'un seul coup à tous les longs muscles spinaux auxquels l'auteur ajoute les releveurs des côtes et les scalènes. Les rapports primitifs ne subsistent que dans la queue des reptiles :

POISSONS	URODÈLES	AMNIOTES
Partie dorsale du muscle latéral.	Couches profondes.	{ Intertransversaires. Intercostaux.
	Couches superficielles.	{ Long dorsal, Ilio costal, Épineux, Transversaire épineux, Splénus, Surcostaux, Scalènes.

1. Date de la 2^e édition du traité d'anatomie comparée.

Pour HUMPHRY (1892), les muscles dorsaux présentent déjà chez les anamniotes une tendance à se cliver en un tractus supérieur ou mésio-dorsal et un inférieur ou latéro-dorsal. Cette segmentation longitudinale serait à peine marquée chez les dipneustes et les urodèles pérenni-branches, mais bien prononcée chez la majorité des téléostéens et chez les salamandres. Chez les amniotes, la masse mésio-dorsale donnera l'épineux et le long dorsal, la masse latéro-dorsale, l'ilio-costal.

Dans l'un comme dans l'autre tractus, il faudrait d'ailleurs distinguer deux sortes de muscles : les uns gardent la direction primitive antéro-postérieure, unissant des parties analogues des vertèbres ; ce sont, soit des muscles courts : interépineux, intertransversaires et interarticulaires ; soit des muscles longs : épineux, long dorsal et ilio-costal. Ces derniers résultent de la soudure de plusieurs myotomes par disparition progressive des myoseptes, et HUMPHRY décrit en détail le processus de cette disparition qui s'effectuerait en plusieurs temps. L'autre catégorie est faite de muscles qui prennent secondairement une direction oblique et unissent des parties non analogues des vertèbres. Elle comprend des faisceaux superficiels, spino-transversaires : le petit oblique de la tête et le splenius, et des faisceaux profonds, transversospinaux : le grand oblique, le grand complexe et les diverses couches du transversaire épineux.

ANAMNIOTES	AMNIOTES
Masse-latéro-dorsale.	Série externe. Ilio-costal.
Masse-latéro-ventrale.	Série interne. { Long dorsal.
	{ Épineux et Transversaire épineux.

TROLARD (1892) se plaçant, comme Henle, à un point de vue exclusif d'anatomie humaine, a introduit en France

la notion de la continuité parfaite des muscles du dos et de la nuque (notion déjà ébauchée par CRUVEILHIER). Il décrit, pour l'ensemble, quatre grands tractus qu'il nomme, en allant de dehors en dedans : le long supercostal (ilio-costal), le spinal externe (long dorsal), le spinal interne (transversaire épineux) et la série des épineux. Sous ces tractus sont des muscles courts : intertransversaires et intercostaux. Cette classification n'a pas prévalu dans les classiques français qui, presque tous, ont continué à employer les vieilles dénominations et à séparer les muscles du dos de ceux de la nuque.

Cependant, à Montpellier, P. GILIS décrit depuis 1895 les muscles spinaux suivant un plan comparable à celui de TROLARD, mais, introduisant le criterium de l'innervation, il en exclut, à juste titre, les intercostaux.

D'autre part, DEBIERRE et LEMAIRE (1896) ont tenté d'établir une classification rationnelle des muscles spinaux en se basant sur la myologie de quelques mammifères. Ils admettent ainsi : un groupe intercostal postérieur (ilio-costal et cervical ascendant), un groupe épino-costal et épino-transversaire (long dorsal, transversaire du cou, petit complexus et splenius), un groupe transversaire épineux (transversaire épineux proprement dit et grand complexus) et un groupe surépineux. La principale différence d'avec TROLARD est donc qu'ils font rentrer dans le deuxième groupe le splenius que cet auteur avait laissé à part.

Avec GEGENBAUR (1896-98) apparaît pour la première fois (abstraction étant faite du travail très localisé de CHAPPUIS) une théorie des muscles spinaux appuyée sur l'étude d'un assez grand nombre de types.

L'auteur établit d'abord nettement la séparation de la musculature en dorsale et ventrale. Quoique le terme d'épisome ne soit pas encore prononcé, il est clair que sa « musculature latéro-dorsale » y correspond tout à fait et c'est la première fois que se trouvent nettement éliminés tous les muscles qui ne sont pas innervés par les nerfs dorso-spinaux. Le type métamérique des poissons persiste chez les urodèles, mais, déjà, on observe que « du côté interne, les septa sont moins nets ou même disparus, si bien que le trajet des fibres devient continu » (11, p. 648). Chez les lacertiliens, les dispositions primitives persistent dans la queue où, comme chez les poissons, les myomères forment des cônes creux emboîtés les uns dans les autres. Au niveau du tronc, la musculature se scinde en deux tractus. L'interne prend le type du transversaire épineux et ses fibres s'inclinent crânialement et médialement pour s'attacher sur les apophyses épineuses. « Les myoseptes ne sont plus des feuilles tendineuses continues, mais paraissent résolus en tendons d'origine et de terminaison, ces derniers formant une couche continue... » (11, p. 648.)

Le tractus latéral s'incline en sens inverse, c'est-à-dire crânialement et latéralement; c'est le transverso-costal de GEGENBAUR; il se divise lui-même, dans le thorax, en deux parties : une latérale, segmentée, qui forme l'ilio-costal, et une interne, plus étroite, qui est intertransversaire. Cette division persiste chez les mammifères où le tractus interne donne le transversaire épineux et l'épineux, le tractus externe donne l'ilio-costal, le long dorsal et le splenius. L'origine apparente du long dorsal de l'homme sur les apophyses épineuses lombo-sacrées est, pour GEGENBAUR, secondaire : des dissections de

foetus ont montré à l'auteur que ce muscle est, fondamentalement, externe ; c'est sa fusion avec l'épineux au cours du développement qui a pour effet de reporter son origine sur les apophyses épineuses. Quant à l'attache du splenius, muscle également externe, sur les apophyses épineuses, GEGENBAUR ne l'explique pas : il pose la question en reconnaissant qu'elle est, pour l'instant, irrésolue.

POISSONS	URODÉES	LACERTILIENS	MAMMIFÈRES
Séries de cônes creux emboîtés.	Début de disparition des septa transversaux.	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Tractus externe ou transverso-costal.} \\ \text{Long dorso-costal.} \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Ilio-costal.} \\ \text{Long dorso-costal.} \\ \text{Splénus.} \end{array} \right.$
		$\left\{ \begin{array}{l} \text{Tractus interne} \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} \text{à attaches épineuses secondaires.} \\ \text{Épineux.} \\ \text{Transversaire épineux.} \end{array} \right.$

MAURER (1899) passe en revue toutes les théories émises jusqu'à lui sur la musculature du dos, mais sans effectuer de recherches personnelles. Dans l'ensemble, il se rallie essentiellement aux vues de GEGENBAUR. Cependant, en ce qui concerne les muscles de l'homme, il ne se prononce pas entre la théorie de HENLE qui, nous l'avons vu, admet trois grands systèmes, et celle de GEGENBAUR qui, refusant au spinalis la valeur d'un système indépendant, n'en admet que deux.

Le même auteur, dans le traité d'embryologie des vertébrés publié sous la direction d'HERTWIG (1904) expose les quelques notions acquises sur le développement des muscles de l'épisme : leur ébauche dérive du feuillet musculaire de la protovertèbre, tandis que celle des muscles de l'hyposome se fait par croissance de l'angle ventral du myotome. Comment, dans l'ontogénèse des amniotes, s'effectuent les modifications grâce auxquelles

les fibres profondes de l'épisome restent métamériques, tandis que les superficielles deviennent polymétamériques, est un fait que MAURER reconnaît encore énigmatique.

LICKLEY (1905) a restreint ses recherches aux muscles intertransversaires et a montré que, sous ce nom, on désignait des formations différentes par leur origine comme par leurs attaches. Les muscles intertransversaires proprement dits, chez les anoures comme chez les reptiles et les mammifères, et dans quelque région du corps que ce soit, sont des muscles ventraux, innervés par les nerfs ventraux. Seuls sont innervés par les nerfs dorsaux, seuls donc appartiennent à l'épisome, les muscles situés entre les apophyses articulaires ou les mamillaires, et qu'on range à tort dans les intertransversaires.

WILDER (1909) a bien montré l'importance de la division des muscles axiaux en épisomatiques et hyposomatiques. D'une manière générale, ses idées se rapprochent beaucoup de celles de GEGENBAUR. Comme cet auteur il voit, chez les amphibiens, une ébauche de clivage de la masse spinale en deux tractus, externe et interne; le clivage devient complet chez les reptiles. Chez les mammifères, WILDER distingue cinq grands systèmes. Le système du sacro-transverso-transversalis dérive du tractus externe des reptiles; il comprend l'ilio-costal et le long dorsal. Les deux systèmes du spino-spinalis (épineux des classiques) et du transverso-spinalis dérivent du tractus interne des reptiles. Les muscles profonds intervertébraux forment le système intervertebralis. Enfin le splenius dont WILDER, pas plus que les précédents auteurs, ne peut élucider l'origine, forme à lui seul le cinquième système ou spino-transversalis.

POISSONS	AMPHIBIENS ET REPTILES	MAMMIFÈRES	
Portion dorsale du muscle latéral.	Tractus externe.	{ Syst. sacro-transverso- transversalis . . . }	{ Ilio-costal. Long dorsal.
		Syst. intervertebralis .	M. courts.
	Tractus interne.	{ Syst. spino-spinalis . .	{ Épineux.
		{ Syst. transverso-spina- lis }	{ Transver- saire épi- neux.
		Syst. spino-transversa- lis	Splénus.

EISLER (1912) a essayé d'établir une classification des muscles spinaux de l'homme qui tienne compte de leur morphologie comparée. Il reconnaît quelle grande difficulté c'est de comprendre comment la structure polymétamérique de l'épisome des amniotes s'est substituée à la structure métamérique de celui des anamniotes. Pour lui il y a probablement eu agrandissement progressif de l'angle d'inclinaison des myoseptes, d'où transformation de la partie correspondante des myotomes en muscles pennés. La formation de ceux-ci aurait entraîné la segmentation dans le sens longitudinal. Mais ce qui nous est, déclare EISLER, à peu près inconnu, « c'est la représentation des facteurs mécaniques qui, chez les vertébrés inférieurs, font rejeter les myoseptes, qui, chez les mammifères, déterminent l'intrication complexe des couches musculaires et leur glissement (démonstré par l'innervation) les unes sur les autres, d'habitude dans le sens longitudinal, parfois aussi dans le transversal » (228, p. 439).

Comme GEGENBAUR, EISLER distingue, chez les mammifères, deux grands tractus dont chacun est innervé par une branche spéciale du nerf dorsal. Le tractus latéral comprend le splenius, l'ilio-costal, le long dorsal et les intertransversaires dorsaux; le tractus médial comprend

les muscles épineux, transversaire épineux et interépineux. L'auteur classe à part les petits muscles sous-occipitaux qui, d'après leur innervation, appartiendraient à la fois aux deux tractus.

La lecture des résumés qui précèdent montre clairement que le problème de la transformation des muscles de l'épisme dans les diverses classes des vertébrés est loin d'être résolu. C'est même à peine si les grandes lignes en sont tracées. Le premier fait bien visible, et que signalent tous les auteurs, c'est la disparition des myoseptes. Mais comment se fait cette disparition, et sous quelles causes? Beaucoup restent muets. Ceux qui en parlent émettent des opinions divergentes : il y a disparition pure et simple pour HUMPHRY, OWEN et SCHNEIDER, tandis que STANNIUS et GEGENBAUR pensent qu'une partie des myoseptes subsiste pour former des tendons et qu'EISLER suppose que les fibres musculaires se sont arrangées en muscles penniformes autour des angles des myoseptes.

En même temps que disparaissent les myoseptes, la musculature spinale s'ordonne en muscles courts intervertébraux et muscles longs superficiels. Si les premiers, qui sont encore métamériques, sont faciles à comprendre, il n'en est pas de même des seconds. On n'est pas plus d'accord sur leur nombre que sur le moment où ils apparaissent. Pour CUVIER et HUMPHRY, leur différenciation se produit dès les poissons, où l'on voit se former trois muscles, dit le premier, deux seulement, dit le second. Pour OWEN, c'est chez les urodèles qu'apparaît le clivage. Pour la plupart des auteurs, ce n'est que chez les reptiles, mais tandis que les uns y décrivent trois

muscles longitudinaux, la majorité n'en admet que deux.

Même désaccord quand ils s'agit d'interpréter les muscles des mammifères qui correspondent à ces deux tractus habituellement reconnus chez les reptiles : la plupart mettent le long dorsal dans le tractus externe, mais HUMPHRY prétend qu'il faut le ranger dans l'interne.

Puis le nombre même de systèmes indépendants que l'on doit décrire chez les mammifères varie énormément suivant les auteurs. Abstraction étant toujours faite des muscles courts, on en décrit tantôt quatre, tantôt trois, tantôt deux. Et les quatre systèmes de WILDER (ilio-costal et long dorsal, — épineux, — transversaire épineux, — splenius) sont différents des quatre systèmes de DEBIERRE (ilio-costal, — long dorsal et splenius, — épineux, — transversaire épineux). De même, les trois systèmes qu'admet HENLE (ilio-costal et long dorsal, — épineux, — transversaire épineux) sont autres que ceux qu'admet HUMPHRY (ilio-costal, — long dorsal, — épineux et transversaire épineux).

En outre, certains muscles sont constamment ballotés d'un groupe à l'autre, par exemple les muscles courts que les uns érigent en systèmes indépendants alors que d'autres les rattachent aux longs tractus superficiels; de même, avons-nous vu, pour le splenius, de même pour les muscles sous-occipitaux auxquels on a attribué toutes les significations imaginables.

D'autre part, si les morphologistes sont maintenant d'accord pour considérer les muscles de la nuque comme un prolongement de ceux du tronc, il n'en est pas de même pour les muscles de la queue. Sur eux, le mutisme est à peu près général et ceux qui les décrivent le font indépendamment du reste de l'épisome.

Remarquons enfin que ce n'est guère qu'à partir du traité de GEGENBAUR (1898) que s'est généralisée la conception de l'épisome comme un tout bien indépendant et ayant son innervation propre. Tant que cette conception ne s'est pas imposée, nombre de muscles ventraux ont été rangés dans la musculature spinale et c'est ainsi que les scalènes, les intercostaux, les surcostaux des mammifères ont été considérés comme représentant une partie de l'épisome des anamniotes. Nous verrons même, quand nous traiterons les muscles spinaux de l'homme que ce n'est que tout récemment (LICKLEY, 1905) qu'il a été reconnu qu'une partie des intertransversaires dorsaux du cou était, en réalité, une dépendance de l'hyposome.

Les considérations qui précèdent, en montrant les multiples contradictions qui séparent les diverses théories émises jusqu'ici, nous autorisent, croyons-nous, à faire abstraction de celles-ci au cours de l'étude que nous allons commencer. C'est pourquoi, dans la description que nous ferons des muscles de l'épisome des différents vertébrés, nous agirons d'une façon tout à fait indépendante des théories précédemment émises. Nous nous attacherons avant tout à décrire les faits, tels qu'ils se présenteront sous notre scalpel, et ce sera uniquement de la considération de ceux-ci, abstraction faite de toute idée préconçue, que nous essayerons, dans la mesure du possible, de dégager les grands processus suivant lesquels se sont transformés les muscles spinaux des vertébrés.

CHAPITRE II

MÉTHODES DE RECHERCHES; DÉFINITIONS PRÉALABLES

Nos recherches ont porté sur toutes les classes des vertébrés, sauf sur celle des cyclostomes. Dans chacune d'elles, nous nous sommes efforcés de multiplier les dissections et, autant que possible, avons choisi des animaux à adaptations locomotrices différentes de façon à pouvoir comparer les types morphologiques les plus variés. Grâce à la complaisance de M. le professeur R. ANTHONY, auquel nous tenons à exprimer ici notre vive gratitude, nous avons pu puiser largement dans les riches collections du laboratoire d'anatomie comparée du Museum. Nous avons pu nous procurer ainsi un grand nombre d'espèces rares mais dont l'étude nous était nécessaire pour nous former une idée complète sur les divers groupes des vertébrés. En ce qui concerne particulièrement les ophidiens, nous devons aussi remercier M. le professeur ROULE qui a mis à notre disposition un certain nombre de spécimens exotiques appartenant au laboratoire d'herpétologie du Museum.

Grâce à ces ressources, il nous a été possible d'étudier en détail les muscles spinaux de plus de 80 espèces pour la plupart desquelles nous avons disséqué plusieurs individus. D'une façon générale, c'est la recherche exacte de l'innervation qui nous a servi de guide pour l'établissement des homologies musculaires mais, en outre, nous

avons toujours tenu le plus grand compte des adaptations fonctionnelles, celles-ci étant seules capables, à notre avis, de fournir la clé des transformations de l'épisome.

Nous avons été ainsi conduits à étudier corrélativement une grande partie de la colonne vertébrale, tant au point de vue anatomique (disparition des apophyses destinées à donner insertion aux muscles) que physiologique (possibilité de mouvements, rôle dans la locomotion, etc.). Aussi, à propos de chaque groupe, ferons-nous précéder la description myologique d'un court paragraphe où nous résumerons les quelques notions sur le squelette vertébral sans lesquelles la disposition des muscles ne pourrait être bien comprise. Et comme, d'autre part, l'étude des muscles nous a amené à rechercher et à préciser le trajet et la distribution des nerfs dorsaux, nous pouvons dire que, jusqu'à un certain point, notre travail est une monographie de l'épisome.

Une grosse difficulté s'est présentée à nous, au cours de notre rédaction : c'est la question de la nomenclature. Si, en ce qui concerne les mammifères, la terminologie usitée chez l'homme est assez universellement acceptée pour avoir, malgré un certain nombre d'imperfections, force de loi, il n'en est pas de même pour les non-mammifères. Les divergences entre les nomenclatures données par les différents auteurs sont telles qu'il nous a paru absolument nécessaire de soumettre toutes ces dénominations à un examen rigoureux et, le cas échéant, à les rejeter au profit d'une nouvelle, établie par nous et conforme à l'idée morphologique que nous croyons pouvoir nous faire de l'épisome.

Dans l'établissement de cette nomenclature, nous avons suivi un certain nombre de principes.

Autant que possible, nous nous sommes inspirés des idées émises par DUMAS et CHAUSSIER et avons donné à chaque muscle un nom qui indique ses deux insertions. En cela, nos dénominations se sont le plus souvent trouvées d'accord avec celles qu'HOFFMANN, dans les Bronn's Klassen, avait introduites pour les muscles des reptiles et des amphibiens. Tous nos muscles sont nommés *dans le sens caudo-cranial* : par exemple, le nom de transverso-spinalis signifiera que l'attache transversaire est caudale par rapport à l'attache épineuse. D'une façon générale, il se trouve du même coup que le premier terme correspond à l'insertion fixe (origine), le second à l'insertion mobile (insertion proprement dite). Mais ce n'est pas toujours le cas. C'est ainsi que, dans les muscles de la queue, le point fixe est en avant : le point fixe du transverso-spinalis sera donc, dans cette région, l'attache épineuse. D'autres fois, chaque insertion est tour à tour point fixe et point mobile : nous verrons que c'est le cas pour les muscles longs des serpents. Aussi notre nomenclature doit-elle être prise comme strictement anatomique, mais pas comme physiologique.

Les termes mêmes, dont est susceptible de se composer le nom de chaque muscle, sont relativement peu nombreux ; ils indiquent presque toujours le nom d'une partie, bien définie, des vertèbres. Les plus fréquents sont :

<i>Spinalis</i> :	l'attache occupe une apophyse épineuse.		
<i>Transversarius</i> ¹ :	—	—	transverse.
<i>Articularis</i> :	—	—	articulaire.
<i>Neuralis</i> ² :	—	—	un arc neural, les apophyses

1. Et non *transversalis*, qui veut dire *transversal*.

2. Ce nom est synonyme d'*arcualis*, créé par ECKER ; si nous rejetons cette

épineuses étant absentes, ou abstraction étant faite des faisceaux y allant.

D'autres termes sont d'un usage plus restreint, par exemple ceux de *mamillaris*, de *styloideus*, spéciaux aux muscles des mammifères.

Lorsque l'insertion et l'origine d'un muscle se font sur des parties homologues de la colonne vertébrale, il sera évidemment inutile de répéter deux fois le nom de l'attache osseuse : par exemple le mot de *spinalis* (au lieu de *spino-spinalis*) signifiera un muscle tendu entre les apophyses épineuses. S'il va seulement d'une apophyse à la suivante, nous le nommerons *interspinalis*, tandis que le terme de *spinalis longus* spécifiera que le muscle saute au moins une vertèbre.

Il arrive souvent qu'un même muscle, ou un même complexe musculaire se prolonge sur plusieurs régions du corps. Chaque segment peut alors recevoir un nom qui correspond à la région qu'il traverse. Si nous prenons par exemple, le muscle *longissimus*, nous distinguerons donc : le *longissimus caudae*, le *longissimus lumborum*, le *longissimus dorsi*¹ et le *longissimus cervicis* (ou *colli*). Ces dénominations n'ont pas un caractère absolument rigoureux ; elles indiquent surtout l'insertion craniale. C'est ainsi que le *longissimus cervicis* peut se prolonger en arrière dans le dos, mais son attache terminale (cra-

expression, c'est qu'elle pourrait aussi s'appliquer aux muscles tendus, chez certains vertébrés, entre les arcs hémaux.

1. *Dorsi* veut dire « du dos », le dos étant pris dans le sens restreint de « région dorsale du thorax ». celle qui correspond uniquement aux vertèbres dorsales. Il ne faut pas confondre ce terme avec celui de *dorsalis* qui s'oppose à *ventralis* et qui n'a pas du tout la même signification régionale. Par exemple, « *intertransversarius dorsalis* » veut dire intertransversaire dorsal et non intertransversaire du dos ; pour spécifier ce dernier, on dira : « *intertransversarius (dorsalis seu ventralis) dorsi* ».

niale d'après nos conceptions) est exclusivement cervicale.

Dans certains cas même, ces dénominations surajoutées indiquent uniquement l'insertion ; exemples : *longissimus atlantis*, qui va à l'atlas ; *spinalis capitis*, qui va à la tête mais peut venir de très loin, comme chez les manchots où nous le verrons provenir de l'os iliaque.

Enfin il va de soi que tous les vertébrés étudiés seront décrits comme ayant la face ventrale tournée vers le sol. C'est le cas de tous les traités d'anatomie animale mais, naturellement, il en est autrement dans ceux d'anatomie humaine dont, par suite, nous serons obligés de rejeter certaines dénominations. Vu cette orientation, les mots *anticus* et *posticus* signifieront cranial et caudal (et non ventral et dorsal comme chez l'homme).

Nous avons dit que les muscles de l'épisome étaient innervés uniquement par les branches dorsales des nerfs rachidiens. Ces branches, dans la pratique courante, n'ont pas reçu de dénominations spéciales. Etant donné que nous aurons souvent à en parler, il nous a paru bon de leur affecter les noms suivants, qui s'expliquent d'eux-mêmes : Nerfs *dorso-cervicaux*, *dorso-thoraciques*, *dorso-lombaires*, *dorso-sacrés* et *dorso-caudaux*.

CHAPITRE III

LES MUSCLES DE L'ÉPISOME CHEZ LES POISSONS

Une des caractéristiques des muscles de l'épisome des poissons c'est leur aspect très uniforme depuis la tête jusqu'à la nageoire caudale. De plus, le type de structure est sensiblement le même pour la grande majorité des espèces. Ce ne sont cependant pas là des caractères absolument constants : dès que la forme ellipsoïde habituelle du corps disparaît, la musculature subit des changements considérables. Dans notre étude, nous nous attacherons surtout à la description des poissons bons nageurs ordinaires, ceux en considération desquels a été créé le terme de « pisciformes ». Ce n'est qu'à titre secondaire que nous dirons quelques mots sur certains poissons (hippocampes, raies, etc.), dont la forme atypique a entraîné de grandes modifications dans les muscles.

I. — ÉTUDE DU SQUELETTE

La colonne vertébrale des poissons peut revêtir trois types différents : acentrique, chordacentrique, arcocentrique, sur la constitution desquels nous n'avons pas à entrer. Le fait important, au point de vue de la compréhension de la musculature, c'est que les arcualia, c'est-à-dire ces pièces cartilagineuses ou osseuses qui

contribuent à former les vertèbres, se prolongent à la périphérie en apophyses dont le nombre et la disposition sont sujets à de multiples variations.

Les apophyses épineuses (neurapophyses) se développent dans l'épaisseur du septum dorsal et résultent de l'union des arcs neuraux au-dessus du tube médullaire ; rarement absentes, elles sont d'habitude longues et inclinées en arrière et dorsalement. Une ou deux pièces supplémentaires les surmontent parfois. En outre, chez les téléostéens et les ostéoganoïdes, on trouve au-dessus d'elles, dans le territoire de la nageoire dorsale, des baguettes osseuses destinées à en supporter les rayons ; ce sont les « rayons porte-nageoires » ou « interépineux ». Parfois leur nombre est en rapport avec celui des apophyses épineuses : une, deux (fig. 1), trois, etc., par apophyse ; d'autres fois il n'existe aucune proportion entre le nombre des uns et des autres.

Latéralement, les arcualia émettent des prolongements osseux ou cartilagineux qui sont les apophyses transverses et les côtes. Ces prolongements sont tous situés dans l'épaisseur des myoseptes mais ils se présentent chez les différents ordres des poissons avec de telles divergences que ce n'est qu'après de nombreux travaux qu'on est arrivé à les systématiser. Les recherches de GÖTTE, RABL et GÖPPERT ont nettement établi qu'ils appartiennent à deux types distincts. Il existe d'abord les « apophyses transverses inférieures » de Joh. MÜLLER (parapophyses de BAUR) ; elles supportent les « côtes inférieures » (hémapophyses de BAUR) qui, au niveau du tronc, se glissent sous le péritoine, le long de la cavité générale. Malgré l'apparence, ces côtes, qui sont celles des dipneustes, des téléostéens et de la majorité des

ganoïdes, n'ont rien à faire avec celles de la majorité des tétrapodes ; elles appartiennent exclusivement à la musculature hyposomatique et nous n'aurons plus occasion d'en parler. Au contraire les « côtes supérieures » (pleurapophyses de BAUR), supportées par les « apophyses transverses supérieures » de Joh. MÜLLER (diapophyses de BAUR) sont toujours situées dans le septum horizontal, donc à la limite de l'épisome et de l'hyposome. Typiquement, elles s'insèrent sur la partie inférieure du corps vertébral, à un niveau qui correspond à la base des arcs hémaux ; mais ce point d'insertion peut varier suivant que le septum horizontal est situé plus ou moins haut par rapport à la vertèbre. Parmi les poissons, on ne les trouve que chez les sélaciens où elles existent seules et chez les crossoptérygiens où elles coexistent avec les côtes inférieures. On peut considérer que les « arêtes latérales » des Salmonidae et des Clupeidae, qui ont exactement la même situation, les représentent chez les téléostéens. Elles sont homologues aux côtes proprement dites des amphibiens et des amniotes.

Chez beaucoup de téléostéens, il existe en plus, dans l'épaisseur des myoseptes de l'épisome, des baguettes osseuses dépourvues de toutes relations avec les vertèbres ; ce sont les « arêtes obliques supérieures » ou épacanthoïdes de BAUR.

D'une façon générale, il n'y a pas d'apophyses articulaires chez les poissons, ou, si elles existent, celles-ci sont toujours réduites. Les corps vertébraux sont essentiellement articulés entre eux (les types chordacentrique et arcocentrique étant seuls considérés) par des ligaments, fibro-cartilagineux à leur périphérie, élastiques au centre. KLAATSCH a décrit, en outre, trois grands liga-

ments longitudinaux qui s'étendent sur toute la colonne : le « ligament dorsal supérieur », le plus puissant, unit les arcs neuraux dorsalement au canal rachidien ; le « ligament dorsal inférieur » est ventral à ce même canal ; le « ligament ventral » est tendu entre la base des arcs hémaux. Ces trois ligaments représentent respectivement les ligaments jaunes, vertébral commun postérieur et vertébral commun antérieur de l'homme.

De ces dispositions il résulte que la colonne vertébrale des poissons est surtout « un appareil de réaction élastique contre les mouvements de flexion latérale produits par les muscles » (L. VIALLETON). Cette conception de la colonne est à retenir, car elle nous permettra de comprendre certaines dispositions de la musculature.

II. — ÉTUDE DES MUSCLES

Les plus anciens auteurs, CUVIER et MECKEL, avaient considéré l'épisome des poissons comme constitué par des muscles longs, coupés d'intersections tendineuses. Ils ont décrit ces muscles chez les divers groupes avec un luxe de détails qu'aucun anatomiste ultérieur n'a dépassé. Lorsque Joh. MÜLLER eût montré que la musculature axiale des poissons était, avant tout, faite de cases musculaires juxtaposées, il sembla que le dernier mot fut dit sur ces muscles ; tous les ouvrages classiques répètent, avec à peine quelques modifications de-ci, de-là, la description de l'auteur allemand et n'y ajoutent aucun détail. Aussi n'est-ce que dans un nombre très restreint de mémoires que nous avons pu trouver quelques renseignements. HUMPHRY a décrit les muscles de quelques dipneustes et d'un sélacien, LANGELAAN ceux d'Acanthias,

R. ANTHONY ceux des Syngnatidae. WICKSTRÖM a étudié l'inclinaison des fibres musculaires par rapport aux myoseptes. DIETZ a recherché la forme précise de ces myoseptes chez quelques téléostéens. Enfin AMANS, HOUSSAY et CHEVREL ont tenté de saisir le rapport entre la forme des myomères et les conditions mécaniques auxquelles ils sont soumis.

Nous avons, personnellement, disséqué les espèces suivantes :

Elasmobranchii.

Selachii.	<i>Famille des Scyllidae.</i>	Scyllium canicula.
Batoidei.	— <i>Rajidae.</i>	Raja punctata.

Teleostei.

Malacopterygii.	—	<i>Clupeidae.</i>	Clupea harengus.
Ostariophysi.	—	<i>Cyprinidae.</i>	{ Barbus vulgaris.
Apodes.	—	<i>Anguillidae.</i>	{ Tinca vulgaris.
Catosteomi.	—	<i>Syngnatidae.</i>	{ Anguilla vulgaris.
			{ Hippocampus bre-
			{ virostris.
Acanthopterygii.	—	<i>Centractidae.</i>	{ Eupomotis gibbo-
			{ sus.
	—	<i>Sparidae.</i>	Box boops.
	—	<i>Scombridae.</i>	Scomber scomber.
	—	<i>Pleuronecti-</i>	{ Pleuronectes li-
		<i>dae.</i>	{ manda.
	—	<i>Cottidae.</i>	Trigla pini.

Les muscles de l'épisome forment, de chaque côté de la colonne vertébrale, une volumineuse masse qui s'étend depuis la tête jusqu'à la nageoire caudale. Deux cloisons fibreuses longitudinales contribuent à les limiter. Ce sont le septum horizontal et le septum dorsal.

Le *septum horizontal* sépare l'épisome de l'hyposome ; il ne mérite pas toujours exactement son nom car il est souvent légèrement oblique en haut et en dehors et, de

plus, concave dorsalement. Son bord externe aboutit à la peau, au niveau de la ligne latérale. Son bord interne se fixe sur la colonne vertébrale à une hauteur variable. Habituellement il coupe le milieu des corps vertébraux, en relation avec la base des arcs inférieurs. Mais GÖPPERT a montré que cette insertion interne pouvait descendre sur le bord inférieur des vertèbres et même, dans quelques cas, au-dessous de celles-ci (*Monacanthus*, par exemple). On conçoit qu'ainsi l'épisome sera plus ou moins volumineux par rapport à l'hyposome. Chez les poissons où les côtes supérieures existent (sélaciens, crossoptérygiens et, à l'état de vestige, quelques téléostéens), elles renforcent le septum horizontal et y occupent, comme nous l'avons dit plus haut, les lignes d'intersection de ce septum avec les myoseptes.

Le *septum dorsal* sépare, tout le long de la ligne médiane, les deux moitiés droite et gauche de l'épisome. Profondément, il s'attache sur les arcs neuraux. Dans son épaisseur se développent les apophyses épineuses et les osselets porte-nageoires.

a) *Étude anatomique du Box boops*. — C'est ce poisson, bon nageur du groupe des acanthoptérygiens, que nous prendrons comme type pour notre description. Le fait le plus apparent de sa musculature, c'est que des cloisons transversales, en nombre égal à celui des vertèbres et communes aux deux masses de l'épisome et de l'hyposome la divisent en une série de tranches placées les unes derrière les autres. Ces cloisons sont regardées comme dérivant des myoseptes des embryons; les cases musculaires qu'elles délimitent représentent donc les myomères. Se basant sur cette disposition, on dit

généralement que la musculature des poissons a conservé la structure métamérique primitive. L'examen de l'arrangement exact des myoseptes montrera qu'il ne faut accepter cette proposition qu'avec certaines réserves.

Le segment de chaque myosepte qui est situé dans l'épisome y forme une cloison complète qui, par son bord profond, se fixe sur les vertèbres et sur les deux septa dorsal et horizontal, par son bord superficiel, adhère au derme cutané. Mais cette cloison n'a pas gardé la disposition rigoureusement transversale des myoseptes de l'embryon ; elle décrit des plicatures extrêmement complexes qu'il est nécessaire d'étudier.

Suivons d'abord le trajet de son bord libre ou cutané (fig. 1) : en partant de la ligne latérale, le myosepte se dirige en arrière et en haut (segment latéral), décrivant une légère courbe à concavité postérieure ; il franchit à peu près les deux tiers de la hauteur de l'épisome, puis se coude brusquement en un angle toujours aigu, l'angle dorso-latéral superficiel, et monte très obliquement en avant et en haut (segment médial). Après un trajet assez long, il aboutit, sur la ligne médiane, au septum dorsal où il rencontre, à angle aigu, le myosepte du côté opposé.

Si l'on suit maintenant l'insertion profonde à partir du point où celle-ci, au niveau de la ligne latérale, abandonne le bord libre, on voit qu'elle occupe d'abord la face dorsale du septum horizontal ; elle se dirige obliquement en avant pendant deux métamères, rejoint la base d'une côte et arrive ainsi à la colonne vertébrale. L'insertion monte ensuite le long de l'apophyse épineuse correspondante jusqu'au tiers de la hauteur de celle-ci, puis abandonne cette apophyse pour se porter très

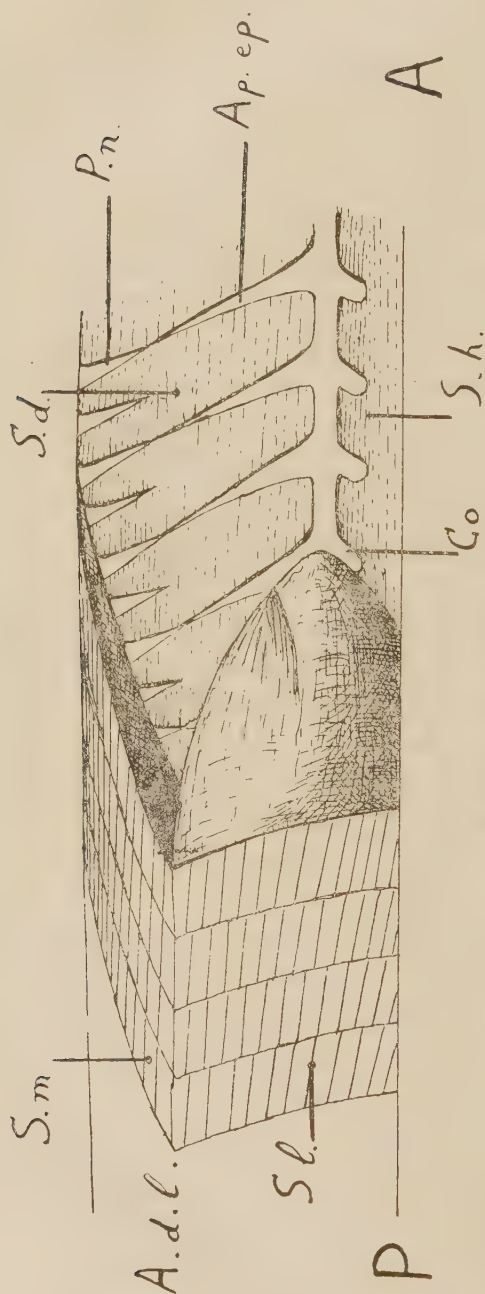


Fig. 1. — Vue latérale de l'épisme de *Bor boops* ; dissection d'un myosepte. Partie moyenne du tronc, $\times 2$.
 S. m., segment médial et S. l., segment latéral du myomère ; — A. d. l., angle dorso-latéral superficiel du myosepte, correspondant au segment intermédiaire ; — S. d., septum dorsal ; — S. h., septum horizontal ; — Ap. ep., apophyses épineuses ; — P. n., rayons porténageoires ; — Co, base des côtes ; — A, côté cranial ; — P, côté caudal.

obliquement en arrière et en haut, traversant trois métamères pour aboutir au sommet de la troisième apophyse épineuse en arrière. Décivant alors un angle que nous appellerons l'angle dorso-latéral profond, elle revient très obliquement en avant et en haut, appliquée pendant cinq métamères sur le septum dorsal et les os interépineux, et c'est seulement après ce trajet qu'elle atteint la superficie des muscles.

Quant au myosepte proprement dit, formant une cloison tendue entre l'insertion profonde que nous venons d'étudier et le bord libre

que nous avons précédemment décrit, il affecte des directions différentes suivant les endroits : le segment latéral constitue une cloison incurvée; sa direction générale est oblique en avant et en dedans puisqu'elle va se fixer sur une côte et une apophyse épineuse situées deux métamères en avant. La région de l'angle dorso-latéral superficiel aboutit à celle de l'angle profond; contrairement à la précédente, elle est oblique en arrière. Enfin le segment médial du myosepte est relié au segment correspondant d'insertion par une cloison à peu près horizontale, très oblique en avant et en haut puisqu'elle traverse cinq métamères.

Chaque moitié épisomatique d'un myomère étant comprise entre deux myoseptes conformés comme nous venons de le décrire peut donc être considérée comme comprenant, essentiellement, trois portions :

1° Un *segment latéral*, le plus volumineux, où le myomère s'invagine, pendant deux métamères, sous celui qui le précède.

2° Un *segment intermédiaire*, correspondant aux angles dorso-latéraux, où le myomère s'invagine, pendant un métamère, sous celui qui le suit.

3° Un *segment médial* où le myomère s'étend, pendant cinq métamères, au-dessus de ceux qui le précèdent; à ce niveau, les cases musculaires, très obliques en avant et en dedans, s'imbriquent les unes sur les autres comme les tuiles d'un toit.

Les détails de structure précédents apparaissent nettement quand on considère une coupe transversale du corps. La figure 2 est suffisamment explicite pour se passer de commentaires.

Quant aux fibres musculaires, elles sont légèrement

obliques en bas et en avant dans le premier segment, à peu près parallèles au plan médian dans les deux autres; cependant il faut noter que les fibres profondes du segment intermédiaire, en se portant de l'angle dièdre rentrant formé par le myosepte postérieur à l'angle

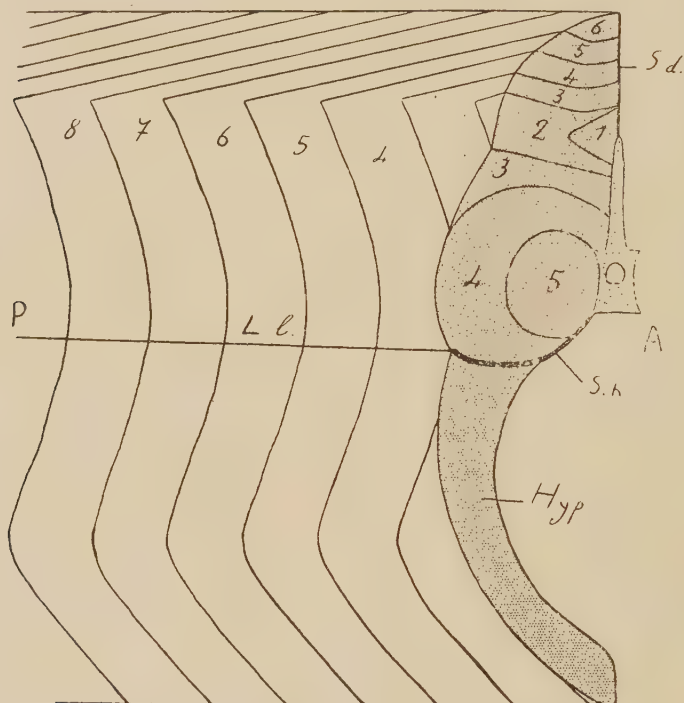


Fig. 2. — Coupe transversale du tronc de *Box boops*, combinée avec une vue latérale pour permettre l'interprétation des myomères. La coupe, en grisé, est située un peu en avant de l'anus; demi-schématique, $\times 2$.

S. d., septum dorsal; — *S. h.*, septum horizontal; — *L. l.*, ligne latérale; — *Hyp.*, hyposome; — *A*, côté cranial; — *P*, côté caudal. — Les myomères sont numérotés d'avant en arrière; on remarquera que le plus antérieur (1) n'est visible que sur la coupe, et au niveau du segment intermédiaire.

dièdre saillant formé par l'antérieur, sont légèrement convergentes, de sorte qu'elles se comportent vis-à-vis de l'arête de ce dernier un peu comme les fibres d'un muscle penné. Toutes ces fibres sont exclusivement

intermyoseptales; il n'y a absolument aucune attache sur la colonne vertébrale ni sur les apophyses épineuses; c'est tout au plus si, au niveau de la base des côtes, quelques-unes semblent adhérer au squelette.

La description que nous venons de donner de l'épisome de *Box boops* s'applique à ce poisson sur toute sa longueur. Il n'y a pas de modifications spéciales au niveau de la colonne caudale, ni au voisinage de la tête. En ce dernier point, on voit seulement les segments médiaux des deux ou trois premiers myomères converger vers l'occipital où ils s'insèrent. Ajoutons qu'outre la grande masse dorsale l'épisome comprend encore de petits faisceaux destinés aux rayons de la nageoire dorsale (il y en a typiquement trois par rayon, formant un muscle érecteur, un muscle dépresseur et un muscle abducteur) et à ceux de la nageoire caudale. Nous n'insisterons pas sur leur description.

Innervation. — Trois rameaux innervent l'épisome et chacun d'eux aboutit à un des segments que nous avons distingués. Le nerf dorsal proprement dit (branche dorsale du nerf rachidien) aborde l'épisome à la base du septum dorsal; après s'être anastomosé avec les deux nerfs dorsaux des myomères antérieur et postérieur, il se divise en deux rameaux. L'interne monte obliquement en haut et en arrière, le long du septum dorsal, innerve le segment médial et se termine, quand existe une nageoire dorsale, dans ses muscles propres. L'externe oblique en dehors et se porte dans le segment intermédiaire.

D'autre part, la branche ventrale du nerf rachidien émet, un peu après sa naissance, un rameau (*Ramus medius* de GEGENBAUR) qui passe dans l'épisome et en innerve le segment externe. L'étude des autres vertébrés

montrera que, malgré son origine, ce rameau doit être rattaché, en réalité, au nerf dorsal.

b) *Principales variations chez les différentes espèces.*

— D'une façon générale, et tant qu'il s'agit de poissons où la forme classique du corps est conservée, les variations sont peu importantes. Elles portent surtout sur le degré de plicature des myoseptes. Le tableau suivant indique les principales d'entre elles pour les différents poissons que nous avons disséqués. Afin de présenter des données comparables, nous avons pris comme unité de mesure pour chaque espèce, la longueur d'un myomère au niveau de la ligne latérale, un peu en avant de l'anus. Nos chiffres représentent donc des métamères.

TABLEAU I

	RECU DE L'ANGLE DORSO-LATÉRAL superficiel par rapport à l'extrémité		LONGUEUR DES INVAGINATIONS que forment	
	dorsale du myosepte ($b - c$).	latérale du myosepte ($a - b$).	le segment latéral ($a - a'$).	le segment interméd. ($b - b'$).
Hareng	8	6	4	2
Limande	7	2	2	2
Maquereau	5	3	4	1
Perche-soleil	5	1	2	1
Box	4,5	0,5	2	0,5
Roussette ¹	4	1	2	2
Anguille	4	1	2	0,5
Trigle	4	1	2	1
Barbeau	4	0,5	3	2,5
Tanche	3,5	3	2,5	2

1. Pour ce poisson, vu la présence d'une coudure dorsale supplémentaire, le recul est pris par rapport au sommet de ce nouveau coude. La branche supplémentaire du myosepte a elle-même une longueur de 5 métamères.

Si l'on ne considère que la limite superficielle des myoseptes, on voit (les deux premières colonnes) que l'angle dorso-latéral a un recul toujours beaucoup plus considérable vis-à-vis de l'extrémité dorsale du myosepte (distance entre les points b et c) que de l'extrémité latérale (distance $a - b$). Si, d'autre part, on considère les invaginations que font les myoseptes au niveau du segment latéral d'abord, au niveau de l'angle dorso-latéral

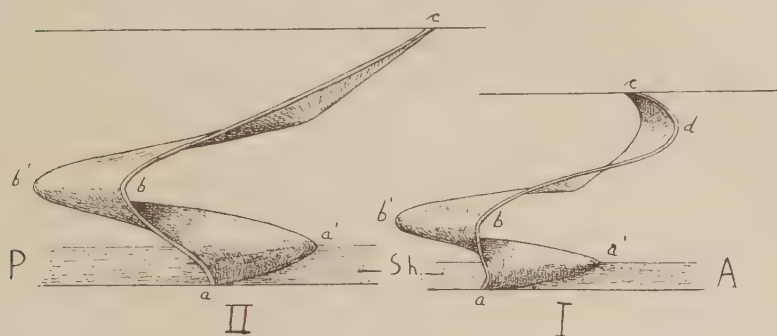


Fig. 3. — Dissection de deux myoseptes d'*Eupomotis gibbosus* (perche-soleil) ; vue latérale, $\times 1$.

I, troisième myosepte ; — *II*, treizième myosepte ; — *S. h.*, septum horizontal ; — *d*, plicature supplémentaire du troisième myosepte ; les autres lettres correspondent aux repères indiqués dans le tableau I ; — *A*, côté cranial ; — *P*, côté caudal. — Le bord superficiel des myoseptes est représenté par un double trait.

(segment intermédiaire) ensuite, on constate que la première ($a \leftarrow a'$) est toujours supérieure ou au moins égale à la seconde ($b - b'$). Il arrive parfois que le sommet d'une de ces invaginations soit postérieur à sa ligne d'insertion profonde et s'enfonce à la manière d'un cône dans le myomère suivant. Cette disposition est signalée comme constante par les auteurs : nous ne l'avons cependant observée que chez l'anguille et la roussette, et encore peu prononcée.

Chez certains poissons, les plicatures des myoseptes

sont très peu marquées. C'est le cas chez *Lepidosiren* où, d'après HUMPHRY, le bord libre des myoseptes va directement de la ligne latérale à la ligne dorsale, en décrivant à peine une légère courbe à sommet antérieur. Mais, en profondeur, la cloison est toujours oblique crânialement et médialement. Chez *Ceratodus*, pour le même auteur, les myoseptes sont un peu plus inclinés, moins cependant que chez les téléostéens.

Chez d'autres poissons, au contraire, le nombre des plicatures augmente. Déjà chez quelques téléostéens (trigle, morue) on peut remarquer que le segment interne du myosepte se coude brusquement en arrière juste avant son extrémité, de sorte qu'il se termine par une petite branche oblique caudalement et dorsalement. Chez la perche-soleil, cette disposition apparaît à partir du 11^e myomère; plus on approche de la tête, plus la branche supplémentaire augmente de longueur (fig. 3). Mais c'est chez les sélaciens pleurotrèmes, que ce phénomène devient caractéristique. Chez la roussette, la partie épisomatique du myosepte est nettement formée de trois branches dont les deux externes correspondent aux deux branches normales et dont l'interne, ou supplémentaire, oblique en arrière et dorsalement, s'étend sur cinq métamères. Au voisinage du crâne, cette branche augmente encore d'étendue tandis que l'externe a presque disparu. Chez *Acanthias*, Langelaan décrit un aspect identique. Chez *Mustelus laevis*, il existerait même une quatrième branche interne, oblique crânialement, d'après HUMPHRY. Ces données permettent de considérer la multiplication des plicatures des myoseptes comme caractéristique des sélaciens pleurotrèmes.

Nous avons vu qu'à côté de la grande masse dorso-

latérale, l'épisome du Box comprenait encore de petits muscles affectés aux nageoires caudale et dorsale. Ces muscles existent chez tous les poissons et leur développement est fonction de celui des nageoires, mais nous devons signaler en outre l'existence possible, le long de la ligne médio-dorsale, d'une formation paire, le *M. carinalis*. Typiquement, un premier faisceau, muscle carinal antérieur, va du crâne au premier rayon de la nageoire dorsale, un deuxième faisceau, muscle carinal postérieur du dernier rayon de cette nageoire à la nageoire caudale. Les deux faisceaux existent chez la tanche et le hareng ; chez le barbeau et le trigle, nous n'avons trouvé que l'antérieur, que le postérieur chez l'Eupomotis, aucun chez l'anguille. Chez la truite et le muge, où les deux nageoires dorsales sont écartées, CUVIER signale une troisième paire de muscles, intermédiaire à celles-ci. Dépendant de l'épisome, comme le montre leur embryologie (HARRISSON), ces muscles sont habituellement segmentés, mais peuvent ne pas l'être.

Au niveau de la tête, d'accord en cela avec CUVIER, nous n'avons jamais trouvé de muscles spéciaux. Il en existerait cependant, d'après MECKEL, chez les poissons à grosse tête : lophie, coryphée, brama raji ; ils seraient profonds, cachés sous la masse dorso-latérale.

Certains poissons présentent des dispositions tout à fait aberrantes et dans lesquelles il est très difficile de retrouver le type primordial. Elles coïncident toujours avec une forme spéciale du corps et doivent être regardées comme le résultat de l'adaptation des muscles à de nouvelles conditions mécaniques. Nous examinerons les cas des Plectognathes, des Syngnatidae et des Rajidae.

Les Plectognathes ont leur corps cuirassé de plaques

dermiques, donc rigide. Chez les ostracions, CUVIER a signalé que les muscles dorsaux allaient directement de la tête à la queue, sans se fixer sur la colonne vertébrale. Chez le poisson-lune, les muscles dorsaux, privés de myoseptes, forment une série de triangles musculaires qui, par des tendons, aboutissent aux rayons de la nageoire dorsale; ils ont été décrits avec beaucoup de détails par MECKEL.

Le cas des Syngnatidae a été particulièrement étudié par R. ANTHONY. Sur *Hippocampus brevirostris*, l'épisome comprend, abstraction étant faite de deux muscles carénaux antérieur et postérieur bien développés, deux masses longitudinales, facilement séparables l'une de l'autre et correspondant probablement aux deux segments des myomères situés de part et d'autre des angles dorso-latéraux. Les myoseptes, très minces, sont localisés à la masse externe. Cranialement, cette dernière se termine par un court mais fort tendon qui s'insère sur la crête occipitale. La masse interne se termine aussi sur cette crête mais son tendon, plus long, débute dès l'endroit où apparaît la courbure nuchale caractéristique de ces poissons. Sous ces deux tendons, un petit muscle indépendant unit l'apophyse épineuse de la première vertèbre à l'occipital. C'est le court extenseur de la tête, d'ANTHONY. Chez le syngnathe, d'après cet auteur, la musculature dorsale serait à peu près identique mais avec moins d'individualisation des faisceaux. En tous cas, ce qui est à retenir pour l'un comme pour l'autre genre, c'est l'apparition d'une structure où la différenciation de faisceaux longitudinaux, surtout au voisinage de la tête, permet un certain rapprochement avec ce qui se passe chez les vertébrés supérieurs. R. ANTHONY a

longuement insisté sur ce phénomène de convergence.

Cette convergence devient encore plus manifeste avec les Rajidae dont la musculature dorsale, à un examen superficiel, rappelle à un tel point celle des amniotes que CARUS (4) y a vu le type de passage entre les poissons et les ophidiens. Chez *Raja punctata*, l'épisome est clivé en trois tractus longitudinaux, relativement étroits et bien séparés par deux cloisons épaisses. Le tractus interne commence à la nageoire caudale et disparaît un peu avant la tête. Il est formé de faisceaux musculaires penniformes, obliques en haut et en arrière, imbriqués les uns sur les autres comme les tuiles d'un toit. Chacun d'eux se termine sur un tendon central qui se jette dans la face profonde du derme. La longueur d'un tel faisceau musculo-tendineux est de cinq métamères. Le tractus moyen a exactement la même structure mais ses faisceaux musculo-tendineux ont l'obliquité inverse; ils sont donc dirigés en avant et en haut. Le tractus devient plus fort quand on approche de la tête et ses trois ou quatre premiers faisceaux se terminent sur l'occipital par de gros tendons. En arrière, il diminue et, vers le début de la queue, se soude à l'interne.

Le tractus externe est formé de fibres longitudinales et on y trouve de fins myoseptes angulés, ouverts en arrière et limités à la partie superficielle du muscle. Dans la région postérieure du dos, l'angle de coudure de ces myoseptes se prolonge en un mince tendon qui se jette dans le derme. C'est là une disposition intéressante puisqu'elle permet, jusqu'à un certain point, de comprendre comment la structure des tractus interne et moyen a pu se substituer à la disposition longitudinale normale.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

Les descriptions que nous venons de donner ne s'accordent pas rigoureusement avec celles des auteurs classiques.

Les anciens auteurs considéraient la musculature des poissons comme faite de muscles longs coupés d'intersections tendineuses. C'est ainsi que CUVIER décrit dans la région dorsale de la perche les trois muscles fondamentaux qu'il reconnaît aux mammifères : épineux, long dorsal et sacro-lombaire. Mais l'examen de son texte montre que son sacro-lombaire appartient en totalité à l'hyposome et que son long dorsal lui-même est hypsomatique par son extrémité antérieure ; ainsi CUVIER a méconnu la valeur systématique du septum horizontal. À partir de Joh. MÜLLER, la notion que les muscles des poissons sont faits de cônes emboîtés se retrouve dans tous les traités. Chose curieuse, si tous sont d'accord pour admettre cette conception, ils ne le sont plus quand il s'agit de savoir combien de cônes forme chaque myomère, et cela même si on ne parle que des téléostéens pisciformes, où les myoseptes sont relativement identiques. La plupart admettent trois cônes par myomère : le cône moyen, à pointe antérieure, serait à cheval sur le septum horizontal ; les deux cônes extrêmes, à pointe postérieure, appartiennent l'un à l'épisome, l'autre à l'hyposome. Cependant d'autres auteurs, en particulier Joh. MÜLLER et CHEVREL, admettent quatre cônes, en dédoublant le cône moyen.

Il ressort de nos dissections, contrairement à l'opinion précitée, que cette disposition conique, loin d'être la

règle, ne se manifeste qu'à titre exceptionnel. Déjà L. VIALLETON a fait remarquer que, lorsqu'on examinait une coupe macroscopique transversale d'un poisson, on apercevait des cercles concentriques très nombreux; on a ainsi l'apparence de la section d'un grand nombre de myomères situés les uns dans les autres. En réalité, ce sont là des jeux de lumière dus à ce que les fibres sectionnées, n'ayant pas toutes la même direction, ont un pouvoir rélléchissant différent : le microscope montre « qu'il n'y a qu'un ou deux cercles là où on en voyait un grand nombre » (28, p. 269). C'est ainsi qu'à notre avis la figure de MULLER (19, p. 228), partout reproduite (par exemple in GEGENBAUR, II, p. 645) repose sur cette apparence et ne montre pas les limites réelles des myomères. L'examen de la coupe que nous donnons plus haut (fig. 2) montre qu'en réalité les myoseptes s'invaginent les uns sous les autres, mais non pas les uns dans les autres; ils se recouvrent et c'est tout. Ce n'est que rarement, par exemple chez l'anguille, ou encore chez la roussette, que l'on voit le sommet de chaque invagination se soulever et pénétrer, en un cône toujours court (dont la longueur ne dépasse jamais un métamère) dans le myomère voisin.

Cette conception nouvelle que nous apportons, outre qu'elle nous permettra de comprendre les dispositions des reptiles, entraîne une conséquence immédiate en ce qui a trait à la conservation de la métamérie chez les poissons.

On sait que, chez les embryons de poissons, les myoseptes sont d'abord transversaux. Très vite, ils se coudent et RABL a montré que, chez *Pristiurus*, la plicature débutait au stade de quinze protovertèbres. L'angle

latéral apparaît le premier, puis l'angle dorso-latéral, puis le ventro-latéral (SCHNEIDER, 24). Si ces plicatures avaient simplement pour effet de produire dans chaque myomère des évaginations en forme de cônes, l'insertion profonde de chacun de ces myomères resterait chez l'adulte ce qu'elle était chez l'embryon, c'est-à-dire correspondrait à un espace intervertébral et aux deux vertèbres adjacentes. Ainsi se justifierait la phrase classique que la musculature des poissons a conservé la structure métamérique primitive.

Or, il n'en est rien : partout nous avons vu qu'il y avait déplacement total du myomère, soit en avant, soit en arrière. L'insertion de chaque myosepten n'embrasse plus, comme chez l'embryon, une seule vertèbre, mais s'étend sur les vertèbres voisines : chez le hareng, chaque myomère recouvre un territoire de onze métamères. Peut-on dire, dans de pareils cas, que la structure métamérique primitive s'est conservée ? Evidemment non ; il y a bien conservation de la métamérie musculaire (et encore les cas spéciaux de la raie, de l'hippocampe, de l'orthogoriscus, montrent qu'elle peut faire défaut), mais celle-ci ne coïncide plus avec la métamérie osseuse.

Une question se pose maintenant. Quelle est la cause de la plicature qu'ont subi les myoseptes ? Trois seules théories, à notre connaissance, ont été émises à ce sujet ; ce sont celles d'AMANS, de HOUSSAY et de CHEVREL. Nous les résumerons très brièvement.

Si l'on considère non plus seulement l'épisome, mais aussi l'hyposome, et cela dans la région caudale, où les rapports sont plus simples, on voit que, de part et d'autre de la ligne latérale, la disposition est symétrique. Chaque myosepte décrit donc, sur la paroi latérale du

corps, une courbe à convexité antérieure et d'autant plus accusée que l'on envisage une partie plus profonde de ce myosepte. Or, fait remarquer AMANS (1888), la région postérieure du corps des poissons est une sorte de cône où s'effectuent surtout des mouvements de flexion latérale. La géométrie nous apprend que, si l'on tord latéralement un cône, sa surface d'arrachement n'est pas plane, mais courbe à convexité tournée vers la base. C'est justement ainsi que se présentent les myoseptes, dont la plicature serait une « fatalité géométrique ».

AMANS n'a pas parlé de la signification des deux coupures dorsale et ventrale des myoseptes, mais il nous semble que la même explication vaut pour elles et que le petit volume des segments musculaires ainsi produits sur les deux lignes médio-ventrale et médio-dorsale est en rapport avec la faible intensité des mouvements de flexion dorso-ventrale des poissons.

HOUSSAY (1912) à la suite d'expériences très ingénieuses, dans le détail desquelles nous ne pouvons entrer, considère la forme du corps des poissons comme analogue à une veine liquide inversée. Les vibrations causées par le mouvement tourbillonnaire de l'eau sur les flancs de l'animal auraient déterminé l'apparition de la métamérie. Lors de la progression en avant, la pression maxima s'exercerait surtout le long des lignes ventrale et dorsale. Or, les myoseptes sont maintenus par les deux septa dorsal et ventral qui, étant longitudinaux, sont travaillés par traction dans le sens de leur longueur et ne cèdent pas, ou peu. Il en résulte que les myoseptes et, avec eux, les myotomes, « refoulés vers le dos et vers le ventre, mais maintenus par leurs extrémités dorsale et ventrale, prennent nécessairement la forme en $\gtrsim$ »,

caractéristique de la majorité des poissons (40, p. 268). Cette forme serait, pour chaque poisson, identique à celle de son maître-couple et HOUSSAY donne, à cet égard, toute une série de figures.

CHEVREL (1913), dans un long mémoire, essaie d'expliquer la forme des myomères par des considérations géométriques sur la façon dont agissent, au cours de leur contraction, les différentes fibres musculaires de l'épisome chez la tanche. Il arrive à cette conclusion que, dans chaque myomère, « les fibres profondes se contractent d'arrière en avant et donnent naissance aux cônes antérieurs, profonds et médians, les fibres superficielles, au contraire, se contractent d'avant en arrière en donnant naissance aux cônes postérieurs, superficiels et voisins des carènes, de sorte que chaque myomère se trouve subdivisé en quatre segments fonctionnels, deux profonds et médians, les deux autres superficiels et carénés ». La forme en zigzag du myosepte serait donc « le résultat des tractions opposées dont le septum transverse est l'objet de la part des fibres insérées sur ses deux faces » (34, p. 605).

Ce n'est pas la place ici de discuter ces diverses théories. Par des voies différentes, toutes tendent du reste à un même but : expliquer par des causes fonctionnelles, par des actions mécaniques directes (torsion, vibrations et pression, contraction musculaire) la forme des myomères. Personnellement, nos préférences vont vers celle d'AMANS ; nous lui voyons surtout cet avantage de cadrer parfaitement avec notre propre conception de la forme des myomères, tandis qu'elle s'oppose à la conception des cônes invaginés de J. MÜLLER et des classiques.

Toutes ces théories, du reste, n'envisagent guère que les cas simples comme celui des téléostéens. Comment faut-il comprendre les angles multiples de l'épisome des grands squales ? Aucune ne le dit. DIETZ a prétendu que c'était une survivance d'un état antérieur où ces sélaciens avaient mené une vie de poissons de fond. Mais la démonstration de cet auteur n'est guère convaincante. En réalité, le problème de la forme des myomères des poissons est loin d'être résolu. Nous ne savons même pas exactement comment se fait la transition entre les dispositions de l'embryon et celles de l'adulte, comment se déplacent les insertions profondes des myoseptes. L'explication des plicatures secondaires des squales, des types aberrants comme la raie, est encore à faire. Mais ces questions sont en dehors de notre étude. Le fait essentiel à retenir, c'est que, chez la grande majorité des poissons, *la partie épisomatique de chaque myomère est divisée en trois segments inversement disposés*. C'est cette constatation qui nous servira de point de départ pour la compréhension de l'épisome des tétrapodes.

*

CHAPITRE IV

LES MUSCLES DE L'ÉPISOME CHEZ LES BATRACIENS

Avec les batraciens apparaît chez les vertébrés l'adaptation à la vie terrestre. Comme conséquence, nous allons assister à des modifications considérables dans les muscles de l'épisome qui, s'ils gardent encore, en gros, la disposition des poissons chez les apodes, les urodèles et les têtards d'anoures (muscles primaires de SCHNEIDER), vont prendre un type nouveau chez les anoures adultes (muscles secondaires de SCHNEIDER).

Des trois ordres vivants des batraciens, nous n'étudierons que ceux des urodèles et des anoures. En ce qui concerne les *Apoda*, nous n'avons pu nous en procurer d'exemplaires et les seuls renseignements qui existent sur leur musculature sont ceux, très brefs, de WIEDERSHEIM. D'après cet auteur, l'épisome est essentiellement constitué par un grand muscle dorsal, comparable à celui des poissons et à celui que nous allons décrire chez les urodèles. Sa figure de *Coecilia lumbricoïdes* montre que les myoseptes sont régulièrement transversaux. Sous la face profonde de ce muscle sont de petits faisceaux tendus entre les apophyses épineuses : Mm. interspinales, de WIEDERSHEIM.

ARTICLE I. — URODELA

Chez ces vertébrés, les muscles spinaux ne sont déjà plus superficiels sur toute leur étendue. Au niveau de la

région thoracique, les muscles de la racine du membre antérieur s'étendent partiellement sur la face dorsale du corps, en recouvrant la masse de l'épisome. Au fur et à mesure que nous étudierons des tétrapodes où s'accroîtra le rôle des membres antérieurs, nous verrons ce phénomène augmenter en proportion.

I. — ÉTUDE DU SQUELETTE

Les vertèbres des urodèles ont un aspect bien différent de celui des poissons et qui, en gros, est celui de tous les tétrapodes, dont elles possèdent les apophyses caractéristiques. Elles ont cependant une valeur embryologique différente, étant formées uniquement par les basidorsalia au tronc, par les basiventralia et les basidorsalia à la queue.

On peut distinguer des vertèbres cervicale, thoraciques, sacrées et caudales.

Les vertèbres thoraciques sont toujours nombreuses. Leur corps est allongé en sablier; il est, en général, amphiœle, une cavité articulaire en forme d'un tiers de sphère occupant chacune de ses extrémités et recevant le cartilage intervertébral. Chez les *Desmognathinae*, ce cartilage se soude assez intimement à la vertèbre qui le suit pour que les vertèbres soient dites opisthocœles. Les arcs neuraux sont larges et surbaissés; une crête épineuse court tout le long de leur ligne médio-dorsale; d'habitude très basse, elle ne se soulève en une apophyse épineuse que vers l'extrémité postérieure de la vertèbre. Elle est plus haute chez quelques espèces : *Amphiuma*, *Molge*. En général, l'apophyse épineuse est penchée en arrière (rétroversée) et elle est parfois bifide à son extré-

mité; elle serait plus haute chez les espèces aquatiques d'après CUVIER.

Le bord latéral de l'arc neural forme, de chaque côté, une crête longitudinale saillante; celle-ci se termine en avant et en arrière par une forte saillie qui est l'apophyse articulaire ou zygapophyse. Les zygapophyses antérieures sont obliques en avant et en dehors; leur facette articulaire, plane, regarde en haut. Les zygapophyses postérieures sont obliques en arrière et en dehors; leur facette articulaire regarde en bas. L'existence, de chaque côté de la ligne des articulations des corps vertébraux, de cette nouvelle ligne articulaire des zygapophyses, est caractéristique des vertèbres de tous les tétrapodes. Par rapport à celle des poissons, la chaîne vertébrale perd ainsi en élasticité, mais elle gagne en mobilité (WIEDERSHEIM). Or, cette condition est indispensable pour la locomotion terrestre.

L'apophyse transverse est représentée par une forte saillie, oblique en arrière et en dehors, qui naît de la partie moyenne de la vertèbre. Cette saillie se détache à la fois de l'arc neural et du corps vertébral et se termine par deux tubercules. Les côtes, courtes, et obliques aussi en arrière et en dehors, s'articulent, par leur extrémité interne bifurquée, avec les deux tubercules. On serait, *à priori*, tenté de penser que cette double articulation répond à celle que l'on observe, chez la plupart des amniotes, entre la côte et le corps vertébral d'une part (articulation pleuro-diapophysaire, BAUR) et entre la tubérosité costale et l'arc neural (articulation pleuro-epapophysaire). GÖPPERT a montré, par l'étude du développement des larves, que le tubercule supérieur de la côte est une néoformation; le tubercule inférieur représente

la vraie tubérosité; la tête aurait disparu avec les basi-ventralia. Il en résulte que l'origine de l'apophyse transverse sur les vertèbres se fait à un niveau plus élevé qu'il n'était primitivement; par suite, l'épisome perd autant par rapport à l'hyposome.

En arrière, la région thoracique s'étend jusqu'au bassin; il n'y a pas de région lombaire, car, jusqu'au sacrum, toutes les vertèbres ont au moins un rudiment costal. En avant, il n'existe qu'une seule vertèbre cervicale, de forme annulaire.

Le sacrum ne comprend, presque toujours, qu'une seule vertèbre, à peine différente des vertèbres thoraciques. La région caudale, qui lui fait suite, est formée d'un grand nombre de vertèbres qui vont diminuant de taille d'avant en arrière. Les premières ont encore le type des vertèbres du tronc; elles possèdent des apophyses épineuses assez développées et des côtes. Dès le second tiers de la queue, les côtes ont disparu et les apophyses, transverses comme épineuses, sont très régressées; vers la fin de l'organe, la vertèbre est réduite à un bloc osseux ou cartilagineux, transversalement aplati.

Considérée dans son ensemble, la colonne vertébrale des urodèles se montre comme une tige souple, légèrement aplatie dans le sens dorso-ventral depuis la tête jusqu'au bassin, aplatie transversalement dans la partie postérieure de la queue. Elle ne présente pas de courbures. Sa mobilité est plus considérable que celle des poissons; mais elle est toujours essentiellement latérale. Au niveau du tronc, une certaine flexion ventrale est cependant possible, peut-être aussi de très légers mouvements de rotation? La mobilité de la tête sur la colonne

vertébrale est à peine plus forte que celle des différentes pièces de cette colonne entre elles.

II. — ÉTUDE DES MUSCLES

Très peu de travaux parlent de la structure des muscles de l'épisme des urodèles. Presque tous les auteurs se bornent à mentionner, brièvement, qu'ils sont métamériques et ne donnent quelques détails que sur l'angulation des myoseptes. Le seul qui ait étudié la disposition des faisceaux musculaires, est DAVISON, dans sa monographie d'*Amphiuma*.

Nous n'avons guère à citer que les monographies de DUGÈS sur *Salamandra*, de MIVART sur *Menopoma* et *Menobranchus*, de VAILLANT sur *Siren* et d'HUMPHRY sur *Cryptobranchus*. A celles-ci, il faut ajouter les quelques données que l'on trouve dans les ouvrages classiques de myologie comparée : CUVIER, MECKEL, STANNIUS, OWEN, HOFFMANN, SCHNEIDER et WIEDERSHEIM.

Nos dissections ont porté sur les espèces suivantes :

<i>Famille des Salamandridæ.</i>	<i>Salamandra maculosa.</i>
—	— <i>Molge marmorata.</i>
—	— <i>cristata.</i>
—	— <i>palmata.</i>
— <i>Proteidæ.</i>	<i>Necturus maculatus.</i>
—	<i>Proteus anguinus.</i>

Nous étudierons la disposition des muscles de l'épisme successivement dans les régions du thorax, de la nuque et de la queue et, pour chacune d'elles, nous prendrons comme type le triton marbré dont nous avons pu étudier de nombreux exemplaires.

§ I. RÉGION THORACIQUE. — a) *Molge marmorata*. — La configuration générale est analogue à celle des poissons ; nous retrouvons donc une grande masse épissomatique métamérique, limitée par les deux septa hori-

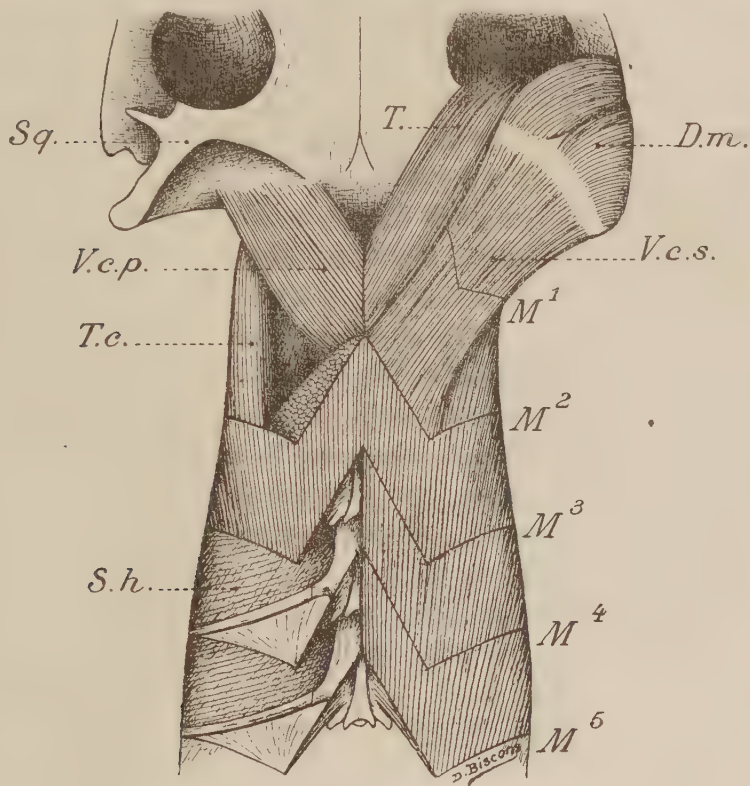


Fig. 4. — Vue dorsale de la partie antérieure de l'épissome de *Molge marmorata*, $\times 4,5$.

$M^1 \dots M^5$, les cinq premiers myoseptes ; du côté gauche, l'ablation de deux myomères permet de voir la conformation des myoseptes correspondants ; — *V. c. s.*, m. vertebro-capitis superficialis, enlevé du côté gauche ; — *V. c. p.*, m. vertebro-capitis profundus ; — *T. c.*, m. intertransversarius capitis ; — *T.*, m. temporalis ; — *D. m.*, m. depressor mandibulæ ; — *Sq.*, squamosal ; — *S. h.*, septum horizontal.

zontal et dorsal. Le premier, très mince mais renforcé par les côtes, est situé à la hauteur de la base des arcs neuraux ; il est légèrement oblique en bas et en dehors

(cf. fig. 5). Le second est dédoublé au niveau de son insertion cutanée pour englober les grosses glandes dorsales.

Les myoseptes ont toujours, au niveau de leur bord libre, la forme d'un > à sommet (angle dorso-latéral superficiel) postérieur ; mais la branche médiale est beaucoup moins oblique en avant que chez les poissons. La dissection montre que leur insertion profonde reste localisée, durant tout son trajet, au territoire d'une même vertèbre : c'est là une différence considérable d'avec ce que nous avons vu pour les téléostéens. Si on suit cette insertion à partir de la ligne latérale (fig. 4), on constate qu'elle occupe d'abord la face dorsale d'une côte, arrive ainsi à l'apophyse transverse de la vertèbre correspondante, puis se dirige en arrière et atteint la base de l'apophyse articulaire postérieure ; là, elle se coude brusquement en formant l'angle dorso-latéral profond et, oblique en avant et en dedans, va se terminer sur le bord antérieur de l'apophyse épineuse, point qui correspond à la mi-longueur de la vertèbre.

Dans chaque myomère, les fibres musculaires sont, pour l'immense majorité, tendues entre deux myoseptes successifs : elles sont donc intermyoseptales, comme chez les poissons. Mais les plus profondes d'entre elles prennent des attaches au squelette et forment de petits faisceaux interosseux qu'il conviendra d'envisager. Nous pouvons, suivant le plan que nous avons employé pour le Box, distinguer trois segments à chaque case.

1° Le segment latéral s'invagine sous le myomère précédent, comme cela découle de l'obliquité du myosepte à son niveau. La plus grande partie des fibres y est intermyoseptale : les plus superficielles sont légèrement obliques en avant et en dehors (fig. 4) ; au-dessous, elles

sont à peu près sagittales. Les fibres les plus profondes sont intercostales; leur direction est très légèrement oblique en avant et en dedans; 2° le segment intermédiaire n'a plus l'autonomie qu'il avait chez les poissons car l'angle dorso-latéral profond est, ici, cranial à l'angle superficiel. Ses fibres intermyoseptales vont de l'angle dièdre rentrant du myosepte postérieur à l'angle dièdre saillant du myosepte antérieur. Ses fibres profondes sont intertransversaires; 3° le segment médial se glisse en dedans du myomère précédent. Ses fibres intermyoseptales sont parallèles à la ligne médiane de sorte qu'elles s'attachent très obliquement sur chaque myosepte. Vu sa situation juxtavertébrale, ce segment comprend un grand nombre de fibres interosseuses. Les plus profondes sont interarticulaires; en dedans de celles-ci, couchées sur les arcs neuraux, on trouve quelques fibres obliques qui vont d'une apophyse articulaire à l'apophyse épineuse de la vertèbre précédente, fibres articulo-spinales, et des fibres longitudinales qui sont interneurales. Enfin, le long de la ligne médiane sont des faisceaux interépineux.

Innervation. — Dès son arrivée dans l'épisome, la branche dorsale de chaque nerf rachidien se ramifie dans le myomère correspondant, sans qu'on puisse distinguer les deux ou trois grosses subdivisions qui existent d'habitude chez les vertébrés. Le seul rameau qui soit plus important que les autres est un rameau interne, assez long, qui se distribue à la partie juxta-épineuse du myomère.

b) *Variations.* — Abstraction faite du cas très particulier d'*Amphiuma* que nous examinerons plus loin, l'ensemble des urodèles ne s'écarte pas beaucoup de la description précédente.

Chez *Necturus*, le segment médial des myoseptes est beaucoup plus long que chez le triton : son insertion profonde ne se localise pas à une seule vertèbre, mais en franchit une seconde pour s'attacher sur le sommet de l'apophyse épineuse d'une troisième. Le segment médial de chaque myomère s'étend donc sur trois méta-

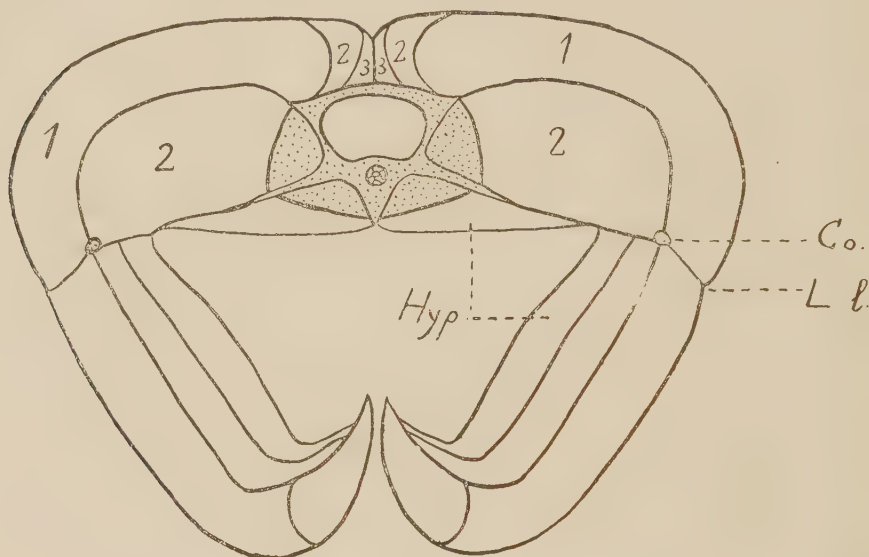


Fig. 5. — Coupe transversale du tronc de *Necturus maculatus*, 10 myomères en arrière du scapulum, $\times 5$.

1, 2 et 3, section de trois myomères successifs ; — *Co.*, section de la côte sur laquelle s'insère le myosepte qui sépare les myomères 1 et 2 ; — *L. l.*, ligne latérale, à laquelle aboutit le septum horizontal ; — *Hyp.*, muscles de l'hyposome.

mères et, par suite, une coupe transversale du tronc rencontrera toujours trois myomères (fig. 5).

Chez le protége, le segment médial franchit aussi trois métamères ; de plus, l'angle dorso-latéral profond est situé caudalement au superficiel, en recul d'une vertèbre par rapport à lui ; la disposition du segment intermédiaire des myomères se trouve, du coup, ressembler à celle

que nous avons décrite chez le Box. Chez la salamandre, le septum dorsal n'existe pour ainsi dire pas, car les grosses glandes dorsales atteignent le sommet des crêtes épineuses. Le segment médial des myoseptes présente alors, dans sa partie qui borde la face externe de ces glandes, un petit retour oblique en arrière et en dedans, comme nous en avons signalé chez certains poissons (cf. fig. 3 : troisième myosepte de la perche).

Les descriptions des auteurs sont toujours très peu détaillées et la disposition interne des myoseptes ainsi que les diverses directions des faisceaux musculaires sont à peu près passées sous silence. On se rend cependant compte qu'il n'y a pas de différences fondamentales avec ce que nous avons trouvé (*Cryptobranchus* de HUMPHRY, *Menopoma* de MIVART). Chez *Siren lacertina* (VAILLANT) et chez l'*axolotl* (d'après la figure de WIEDERSHEIM), les myoseptes seraient tout à fait rectilignes, au moins le long de leur bord libre. Toujours, les fibres musculaires ont la disposition que nous avons décrit ; en particulier, l'obliquité en dehors des fibres du segment externe semble constante. Ce ne peut donc être que par erreur qu'HOFMANN dit que, chez les urodèles, tous les faisceaux sont longitudinaux. Partout, les fibres profondes sont interosseuses, mais nous ne croyons pas qu'on doive, comme le fait DUGÈS, les élever à la dignité de muscles propres : il y a toujours transition insensible entre elles et les fibres intermyoseptales sus-jacentes.

Un cas tout à fait aberrant des dispositions précédentes serait, s'il faut en croire DAVISON, celui d'*Amphiuma tridactyla*. La masse dorsale de l'épisome y est formée par trois rangées de cônes creux, les rangées latérale et médiale étant faites de cônes à sommet postérieur, la

rangée intermédiaire de cônes à sommet antérieur ; chaque cône s'enfonce par son sommet dans le cône qui le précède et s'y fixe ; par sa base, il s'insère sur les parties osseuses voisines : apophyses transverses pour la rangée externe, apophyses articulaires pour la moyenne, apophyses épineuses pour l'interne. Il y aurait ainsi 372 cônes pour toute la masse dorsale.

Une telle structure est tout à fait différente de ce que nous avons vu jusqu'ici, mais elle n'est pas unique dans l'épisome des vertébrés. Nous la retrouverons, très nettement indiquée, au niveau de la queue des autosauriens et, à ce sujet, nous discuterons longuement sa signification.

§ 2. RÉGION DE LA NUQUE. — A proprement parler, il n'existe pas de nuque chez les urodèles, puisque le cou ne fait son apparition chez les vertébrés qu'à partir des reptiles. Par extension, nous appellerons cependant ainsi la région des deux ou trois premiers myomères, le voisinage de la tête ayant déterminé chez ceux-ci un certain nombre de changements.

a) *Molge marmorata*. — A partir du deuxième myosepte, l'ensemble musculaire de l'épisome se divise en trois faisceaux.

Le faisceau superficiel ou *M. vertebro-capitis superficialis* semble continuer la grande masse dorsale. Ses fibres proviennent des deux tiers internes du deuxième myosepte et se dirigent obliquement en avant et en dehors, comme déviées de la direction longitudinale typique par le gros muscle temporal qui naît de la crête de la première vertèbre. Ce faisceau se termine sur le squamosal ; le premier myosepte le coupe à sa

partie moyenne, mais sans atteindre sa face profonde.

Le faisceau profond latéral ou *M. intertransversarius capitis* provient du tiers externe du deuxième myosepte et de la côte correspondante. Sa face profonde est intimement unie aux faisceaux sous-jacents de l'hyposome, car, à ce niveau, le septum horizontal n'existe plus. Il se termine sur la tubérosité de l'exoccipital.

Le faisceau profond médial ou *M. vertebro-capitis profundus* est assez large et naît de toute la face latérale de la crête de la première vertèbre ; il se porte obliquement en dehors et en avant, passe sous le muscle temporal et le faisceau superficiel et s'insère à l'occipital latéral, au-dessous du précédent.

b) *Variations*. — Une différenciation aussi nette que celle que nous venons de décrire est relativement rare. Le *M. vertebro-capitis superficialis* est très gros chez la salamandre, mais il est longitudinal et passe sous le muscle temporal (dont l'origine atteint la deuxième apophyse épineuse) au lieu d'être dévié par lui ; il commence au troisième myosepte et se subdivise plus ou moins en deux faisceaux, externe et interne. Tous deux sont traversés complètement par le deuxième myosepte, superficiellement par le premier. Chez *Necturus*, le muscle se différencie à peine, grâce à sa direction un peu oblique, des faisceaux longitudinaux du thorax. Il s'étend du premier myosepte au crâne. Il en est de même chez le protée où l'insertion crânienne occupe la face postérieure d'une intersection tendineuse dont la face antérieure donne naissance au temporal. Une telle disposition explique pourquoi certains auteurs ont considéré ce dernier muscle comme le prolongement sur le crâne de l'épisome.

En dehors de nos dissections, nous n'avons trouvé que

très peu de renseignements sur ce muscle. FUNK sous le nom de trachelo-mastoïdien, DUGÈS sous celui de sus-occipito-spinal (muscle n° 13) et STANNIUS sont les seuls qui en fassent mention. Chez SIREN, si l'on interprète la figure de VAILLANT, il n'existerait rien de pareil : à la partie antérieure du corps, le septum horizontal disparaît et la masse unie de l'épisome et de l'hyposome ne présente plus que des rudiments de myoseptes. Une cloison transversale s'interpose sur le crâne entre la fin de l'épisome et le muscle temporal comme chez le protée.

Le *M. intertransversarius capitis* n'est pas différencié chez Necturus, ni chez Proteus. Chez la salamandre, il est remplacé par un faisceau qui se porte de la première côte (correspondant à la deuxième vertèbre) à l'apophyse transverse de la première vertèbre. Aucun anatomiste ne le signale.

Le *M. vertebro-capitis profundus*, au contraire, est toujours très net et presque tous les auteurs le décrivent. C'est le muscle occipital de FUNK, l'ex-occipito-atloïdien (muscle n° 18) de DUGÈS, l'oblique supérieur de CUVIER, le petit extenseur de la tête ou droit postérieur de MECKEL. Chez le protée, il nous a paru qu'on pouvait le diviser en deux faisceaux, l'un interne né de l'arc de la 1^{re} vertèbre, l'autre externe né de son apophyse transverse.

§ 3. RÉGION CAUDALE. — Elle est à peu près identique à celle du tronc, mais le septum horizontal est plus épais et situé exactement à mi-hauteur de l'organe : l'épisome est donc aussi volumineux que l'hyposome. Vu l'absence de côtes, l'insertion profonde du segment latéral des myoseptes se fait directement sur ce septum. Au niveau du bassin, les fibres les plus externes des myomères

correspondant prennent attache sur le sommet de l'ilion qui fait saillie à l'extrémité de la ligne latérale. DUGES a cru devoir décrire à part ces fibres comme un muscle ilio-sus-caudal (muscle n° 15). En réalité, il n'y a pas là de formation spéciale.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

Les descriptions précédentes montrent, qu'en gros, l'épisome ressemble beaucoup à celui des poissons : chez les uns comme chez les autres, les myoseptes des embryons persistent chez les adultes. Il faut cependant remarquer que, d'une façon générale, les myoseptes des urodèles sont beaucoup moins complexes comme forme que ceux des téléostéens et, à plus forte raison, des sélaciens pleurotrèmes. Cette moindre complexité vaut, non seulement pour leur trajet extérieur, mais encore pour leurs parties profondes : dans l'ensemble les myoseptes sont donc beaucoup plus près de la disposition embryonnaire primitive. C'est ainsi que, chez le triton, leur insertion est localisée à un seul segment vertébral de sorte que chaque myomère, comme chez l'embryon, ne couvre qu'un métamère. Dans les cas où se produit un chevauchement, celui-ci n'est jamais très considérable puisqu'il ne dépasse pas trois métamères : *Proteus*, *Necturus*. Que l'on compare ce chiffre avec ceux du tableau I (page 38).

La métamérisation est toujours complète : contrairement à ce qu'écrit GEGENBAUR, nous ne l'avons jamais vue faire défaut dans la partie interne de l'épisome. En outre, exception faite du cas si spécial d'*Amphiuma*, nous n'avons jamais rencontré cette disposition en cônes invaginés les uns dans les autres contre laquelle nous nous

sommes déjà longuement élevés à propos des poissons.

SCHNEIDER a écrit qu'un des caractères de la musculature des urodèles était la présence de muscles secondaires, c'est-à-dire à attaches osseuses, venant se surajouter aux muscles primaires, à attaches uniquement myoseptales. Nous avons vu en effet que les fibres profondes de l'épissime ont pris insertion sur le squelette; sur tous nos exemplaires nous les avons retrouvées et, d'après leurs attaches, on peut les distinguer en fibres : intercostales, intertransversaires, interarticulaires, interneurales et interépineuses, toutes longitudinales; il faut y ajouter quelques fibres obliques articulo-épineuses. Mais entre toutes ces fibres et les fibres intermyoseptales, il n'y a pas le brusque passage que laisserait supposer la séparation tranchée de SCHNEIDER; il est bien manifeste que les unes comme les autres font partie du même tout. Aussi nous refusons-nous à les décrire comme des muscles particuliers.

Un autre caractère primitif de la musculature des urodèles, c'est sa grande homogénéité de la tête à la queue. Nous avons montré que ce n'était qu'au voisinage immédiat du crâne qu'elle tendait à se différencier en muscles spéciaux. Encore est-ce là une tendance plutôt qu'autre chose car, sur trois muscles que nous avons reconnu au triton, un seul se rencontre, d'une façon nette et constante, chez tous les urodèles; c'est notre vertebro-capitis profundus. Les deux autres sont, la plupart du temps, mal distincts et à peine isolables.

Toutes ces dispositions de l'épissime des urodèles paraissent être en rapport avec les conditions physiologiques de leur locomotion.

Malgré qu'ils rentrent dans la grande catégorie des

tétrapodes, il est bien certain que ces batraciens se meuvent encore essentiellement par des mouvements latéraux du corps. Ceci est bien évident pour les espèces aquatiques ; il suffit de voir nager un triton pour se rendre compte que son principal moteur est la queue, continuellement agitée de mouvements ondulatoires latéraux qui se propagent le long du tronc jusqu'à la tête ; quant aux pattes, leur rôle semble bien secondaire. Lorsque l'animal marche sur le sol, il décrit encore des ondulations ; d'ailleurs sa locomotion terrestre est toujours beaucoup plus faible et plus hésitante que sa nage sûre et rapide. Dans l'un comme dans l'autre cas, les mouvements dorso-ventraux sont à peu près inexistantes, ce qu'indiquait déjà la simple considération des apophyses articulaires (voir p. 52).

Ainsi les conditions se montrent à peu près identiques à celles des poissons et l'on conçoit pourquoi a subsisté cette même structure métamérique que nous avons décrite chez ces derniers. Peut-être faut-il attribuer à une adaptation moins parfaite à la natation, la moindre courbure des myoseptes des urodèles, mais ce n'est là qu'une hypothèse.

ARTICLE II. — **ANURA**

I. — ÉTUDE DU SQUELETTE

La colonne vertébrale des anoures présente un type extrêmement caractéristique et spécialisé au plus haut point parmi les vertébrés. Elle comprend, presque toujours, neuf vertèbres dont la première est habituellement appelée atlas, la dernière sacrum. En arrière de celui-ci, une longue pièce osseuse constitue le coccyx.

Les huit vertèbres intermédiaires à l'atlas et au sacrum peuvent être dites vertèbres thoraciques. Leurs corps sont minces et aplatis ; ils sont en général procœles, à l'exception de la 8^e qui, faisant la transition vers le sacrum, biconvexe, est biconcave. Cependant chez les *Aglossa* et les *Discoglossidæ*, toujours, ainsi que chez quelques *Pelobatidæ*, soit à titre de caractère d'espèce, soit à titre d'exception individuelle, les vertèbres du tronc sont opisthocœles. Dans l'un comme dans l'autre cas, cavité articulaire et tête condylienne sont allongées transversalement. GADOW a montré que chaque vertèbre résultait de la fusion d'une basidorsale avec la basiventrals correspondante. Suivant que l'interdorsale s'unit à la pièce qui la précède ou à celle qui la suit, on a une vertèbre procœle ou opisthocœle. Il est probable que c'est quelque condition mécanique qui détermine l'apparition de l'une ou l'autre forme, mais nous ne pouvons, pour le moment, trouver une explication suffisante.

Les apophyses épineuses sont très faibles, parfois même réduites à une simple crête sur la face dorsale de l'arc neural. Elles peuvent cependant être bien développées : elles sont hautes et carrées chez *Pipa* ; elles sont aussi assez fortes chez *Ceratophrys*, *Bombinator*, *Bufo* ; chez ceux-ci, elles sont en rétroversion et diminuent à mesure qu'on se rapproche du sacrum.

Les apophyses transverses naissent de la base de l'arc neural, dans la partie antérieure de la vertèbre, et se dirigent horizontalement en dehors, mais avec une obliquité variable suivant la vertèbre considérée : celles des vertèbres antérieures sont en rétroversion, celles de la vertèbre moyenne, habituellement la 5^e ou 6^e, sont transversales, celles des vertèbres postérieures sont en antéflexion

légère. On peut comparer cette disposition à ce qui se passe dans le tronc des mammifères, où les apophyses des vertèbres situées en avant de la vertèbre diaphragmatique sont en rétroversion, tandis que celles des vertèbres situées en arrière sont en antéversion.

Les apophyses transverses sont en général fort longues ; ce caractère est surtout indiqué sur les troisième et quatrième et est poussé à son maximum chez *Pipa*. Celles des 2°, 3° et 4° vertèbres des *Discoglossidæ* et des 3° et 4° des *Aglossa* s'adjoignent à leur extrémité un petit élément costal qui a tendance à se fusionner avec l'apophyse transverse proprement dite.

Les zygapophyses antérieures regardent en haut et un peu en dedans ; elles se détachent du point de jonction de l'arc neural avec l'apophyse transverse et dépendent même uniquement de la base de celle-ci chez *Pipa*. Les zygapophyses postérieures regardent en sens opposé ; elles forment une saillie qui prolonge en arrière et en dehors le bord caudal de l'arc neural. Chez la plupart des anoures, et nettement chez les *Pipidæ*, ce bord caudal est soulevé en une crête dont la zygapophyse postérieure représente l'extrémité latérale.

La vertèbre cervicale, que l'on peut appeler atlas à condition que ce terme n'implique pas homologation à l'atlas des amniotes, a la forme d'un petit anneau, pourvu ou non d'apophyse épineuse, mais privé d'apophyses transverses. Elle peut se souder complètement ou non à la seconde vertèbre (*Ceratophrys*, *Aglossa*).

Le sacrum est habituellement représenté par une seule vertèbre, la 9°, dont le corps est biconvexe. Latéralement, il s'articule avec l'ilion et repose sur lui par l'extrémité de ses apophyses transverses. Celles-ci sont parfois cons-

tituées par de simples baguettes osseuses, mais, le plus souvent, elles s'élargissent en vastes lames horizontales susceptibles de glisser d'avant en arrière, ou réciproquement, sur les ailes iliaques. Certains anoures ont deux vertèbres sacrées.

Le coccyx est une simple tige osseuse, mais remarquablement allongée : sur toutes les espèces où nous l'avons mesuré, sa longueur atteignait presque celle du reste de la colonne vertébrale. Il résulte de la condescence de dix à douze vertèbres postsacrées. Tout le long de sa face dorsale, court une crête longitudinale destinée à l'insertion des gros muscles du dos. En avant il s'articule avec le sacrum, par une cavité glénoïde habituellement paire, ce qui exclut les mouvements latéraux. Chez les *Aglossa* et quelques *Pelobatidæ*, sacrum et coccyx sont soudés.

Quand l'animal est au repos, la colonne vertébrale s'étend à peu près horizontalement de l'atlas au sacrum, ou est encore, surtout, semble-t-il, chez les espèces sautant bien, en légère flexion dorsale. Le coccyx, et avec lui les deux os iliaques, sont coudés à angle obtus sur le reste de la colonne et se dirigent obliquement en bas et en arrière. Cet angle semble faire défaut chez les espèces où le coccyx est soudé au sacrum.

II. — ÉTUDE DES MUSCLES

La myologie des anoures a été assez abondamment étudiée, mais la plupart des travaux sont limités au seul genre *Rana*. C'est ainsi que nous citerons, entre autres, les monographies de KLEIN, ZENCKER, ECKER, et, surtout, la description extrêmement précise de GAÜPP.

Un peu plus détaillées au point de vue comparatif sont

les données de DUGÈS, CUVIER, et surtout MECKEL. La synthèse d'HOFFMANN n'est qu'une récapitulation, sans aucun fait nouveau, des résultats des auteurs précédents. Plus récemment, BEDDARD a décrit les muscles de quelques anoures exotiques, mais il insiste très peu sur ceux de l'épisome. Quant à la myologie des têtards, elle n'a presque pas été étudiée. DUGÈS, MECKEL et AMANS en disent seuls quelques mots, tandis que GÖTTE et SCHNEIDER ont surtout considéré les phénomènes histologiques de la métamorphose.

Nos dissections concernent les espèces suivantes :

AGLOSSA :	<i>Famille des Pipidæ.</i>	. . .	<i>Pipa americana.</i>
PHANEROGLOSSA :	—	<i>Discoglossidæ.</i>	<i>Alytes obstetricans</i> Laur.
—	—	<i>Pelobatidæ</i>	<i>Pelobates cultripes</i> Cuv. (têtard).
—	—	<i>Hylidæ.</i>	. . . <i>Hyla arborea</i> L.
—	—	<i>Cystignatidæ.</i>	<i>Ceratophrys rugiceps.</i>
—	—	<i>Ranidæ</i>	. . . <i>Rana esculenta</i> L.

L'épisome des anoures ne comprend que peu de muscles. Ce sont :

Couche superficielle.		M. dorsalis.
Couche profonde.		M. coccygeo-sacralis.
—	—	Mm. interneurales.
—	—	Mm. intertransversarii.
—	—	M. intertransversarius dorsalis capitis.
—	—	M. ilio-lumbaris (pars).

Le type de notre description sera l'*Alytes*.

M. dorsalis.

Muscle métamériquement segmenté, allant du coccyx au crâne.

Alytes. — Ce muscle s'étend depuis le milieu du coccyx jusqu'à la tête, en recouvrant tous les muscles courts intervertébraux. Il naît, en arrière, par une extrémité effilée, sur la moitié antérieure de la face latérale de la crête coccygienne; plus en avant, il s'élargit et s'attache sur la face supérieure de la large apophyse transverse du sacrum. Le muscle se dirige alors directement vers le crâne, où il se termine sur l'occipital ainsi qu'un peu, en avant, sur le fronto-pariétal. Sa face superficielle présente sept inscriptions tendineuses en forme de V à pointe postérieure. D'une façon générale, l'angulation de celles-ci va en croissant à mesure que l'inscription est située plus en arrière, mais la figure montre que cette augmentation n'est pas régulière. Chacune de ces intersections correspond à une cloison myoseptale, coudée elle aussi, qui traverse tout le muscle obliquement d'arrière en avant et de la superficie vers la profondeur. Cette obliquité est d'autant plus marquée que l'on considère une cloison plus postérieure. La première de ces cloisons s'attache, profondément, sur la 2^e vertèbre et son apophyse transverse; la dernière, sur la 8^e vertèbre et son apophyse transverse. Ces myoseptes séparent le muscle en cases dont chacune correspond à un métamère, sauf la première qui a une valeur double.

La face profonde de chaque case musculaire repose sur les muscles courts intervertébraux de l'espace correspondant. Or, dans la majorité des cas, il y a entre les fibres musculaires, non seulement contact, mais conti-

nuité intime, de sorte que l'on peut dire que le muscle court n'est que la partie profonde, intervertébrale, d'un ensemble dont la partie superficielle est le muscle dorsalis, intermyoseptal. La continuité existe au niveau de tous les intertransversarii depuis la huitième apophyse transverse jusqu'à la troisième et au niveau des inter-neurales depuis le cinquième jusqu'au premier arc neural. Tout à fait en dehors, le muscle dorsalis repose dans sa partie postérieure sur l'ilio-lumbaris, mais, chez l'Alytes, il ne lui adhère pas.

Sur toute son étendue, le dorsalis est couvert d'une aponévrose appelée fascia dorsalis. Mince en avant celle-ci devient remarquablement forte et épaisse en arrière. A ce niveau, elle est tendue d'un ilion à l'autre et passe comme un pont au-dessus du coccyx. Plus loin en arrière, elle se perd dans les origines tendineuses du muscle glutaeus.

Variations. — La disposition de l'Alytes est fondamentalement celle de tous les anoures, mais c'est une des plus simples. Chez Rana esculenta, les choses se compliquent notablement par suite de la fusion de la moitié externe du muscle, dans son segment compris entre V⁴ et le sacrum, avec l'ilio-lumbaris. Comme, d'autre part, ce dernier muscle se soude aux intransversarii des espaces correspondants, il en résulte une union intime de tout l'ensemble. GAUPP a décrit avec un grand luxe de détails la structure de cette masse et nous ne pouvons que renvoyer à cet auteur. Il y a huit myoseptes, mais certains de ceux-ci n'adhèrent pas aux vertèbres et se terminent librement à la face profonde du muscle. C'est, en particulier, le cas des quatre derniers, de sorte que la partie postérieure du muscle s'étend directement

du sacrum à la 5^e vertèbre sans adhérer aux vertèbres

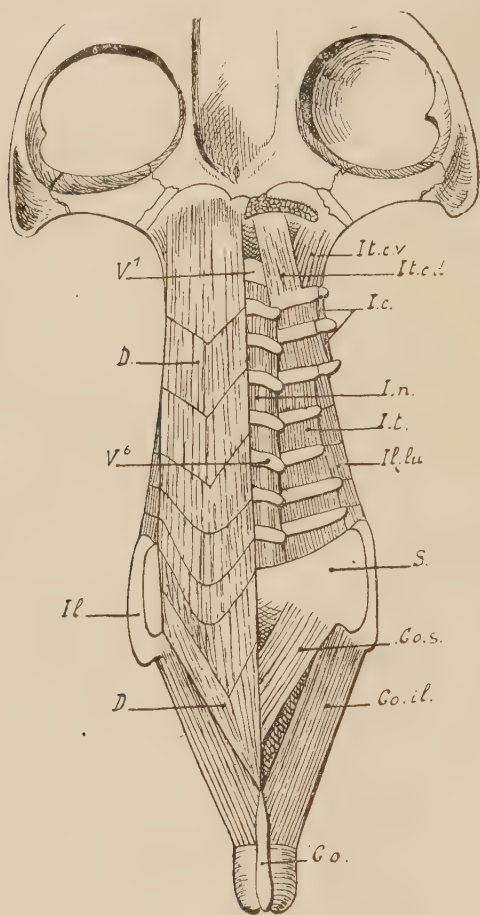


Fig. 6. — Vue dorsale de *Alytes obstetricans*,
× 3 1,3.

D., m. dorsalis, enlevé du côté droit; — *Co. il.*, m. coccygeo-iliacus; — *Co. s.*, m. coccygeo-sacralis; — *Il. lu.*, m. ilio-lumbaris; — *I. t.*, mm. intertransversarii dorsales; — *I. n.*, mm. interneurales; — *I. c.*, mm. intercostales; — *I. t. c. d.*, et *I. t. c. v.*, mm. intertransversarii capitis dorsalis et ventralis. *V¹*, première vertèbre; — *V⁶*, sixième vertèbre; — *S.*, sacrum (neuvième vertèbre); — *Il.*, ilion; — *Co.*, partie terminale du coccyx.

ou aux muscles intermédiaires.

La rainette n'a que six intersections et les quatre premières d'entre elles, seules, se fixent : elles s'attachent sur les vertèbres 2 à 5. Comme chez *Rana*, toute la partie postérieure du muscle devient indépendante des os sous-jacents.

Le *Ceratophrys* a, comme l'*Alytes*, sept myoseptes, tous adhérents aux vertèbres, mais les deux postérieurs ne sont pas apparents sur la face superficielle du muscle.

Chez *Pipa*, le muscle est très large ; ses origines coccygiennes sont réduites tandis que les origines sur l'apophyse transverse du sa-

crum deviennent énormes, en relation avec le dévelop-

pement de celle-ci (l'apophyse transversale sacrée est aussi longue à elle seule que toute la colonne dorsale). Il y a six myoseptes dont le premier est incomplet et très mince, mais les postérieurs remarquablement épais. Ils se fixent sur les six premières vertèbres. Le fascia dorsalis, dans la moitié postérieure du corps, est extrêmement résistant. Le Breviceps semble, à prime abord, avoir un muscle dorsalis plus grand, parce qu'atteignant la pointe du coccyx, mais BEDDARD a montré que la cause était un raccourcissement de cet os et non un allongement du muscle.

Innervation. — Le muscle dorsalis reçoit le rameau terminal de chaque nerf dorsal. Celui-ci donne deux branches, l'une externe, l'autre interne, qui se distribuent aux parties du muscle situées respectivement de part et d'autre de l'angle de coudure des myoseptes.

Action. — Lorsque le muscle se contracte, il tend à courber dorsalement la colonne vertébrale. Déjà chez la grenouille au repos, l'inflexion dorsale est bien visible. Elle s'exagère encore chez certaines espèces (*Bombinator igneus*, par exemple), lorsque l'animal prend une rigidité comparable à l'attitude cataleptique de beaucoup d'insectes. Dans le saut, dans la nage, il est probable que le rôle essentiel de la contraction du muscle est, conjointement avec l'ilio-lumbaris, de donner une rigidité suffisante à la colonne vertébrale. Ainsi l'impulsion fournie uniquement par les membres postérieurs dans le saut, essentiellement par eux dans la nage, se transmet à la partie céphalique de l'animal. Si les muscles ne se contractaient pas, toute la partie antérieure du corps se fléchirait par une résistance passive au mouvement.

En outre, le muscle dorsalis doit agir comme exten-

seur de la tête, les petits muscles propres antérieurs semblant insuffisants pour produire seuls ce mouvement.

Valeur morphologique. — Le muscle dorsalis représente toute la partie superficielle de la masse musculaire épisomatique sus-jacente aux vertèbres ; quant à la partie supracostale, elle est, vu l'absence des côtes, soit disparue, soit seulement regressée et fusionnée au reste du muscle. L'existence des myoseptes, leur constance, montrent que le type des anoures n'est pas si éloigné qu'il le semble de celui des urodèles. Ce muscle, que presque tous les auteurs ont décrit comme un muscle long, est bien tel au point de vue physiologique, mais, anatomiquement parlant, il est fait de faisceaux métamériques et nous avons vu que, souvent, il gardait avec les fibres profondes, intervertébrales, les rapports intimes qui existent chez les urodèles et les poissons, et que nous retrouverons chez les larves d'anoures.

Entre les diverses familles, la différence n'est pas énorme. MECKEL avait prétendu que les intersections faisaient défaut chez *Rana* et *Bufo*, étaient rares chez *Hyla* et bien marquées seulement chez *Pipa*. Nos descriptions ont montré que cette proposition, telle qu'elle est formulée, est fausse. Par contre, chez *Hyla* et *Rana*, nous avons vu que les myoseptes postérieurs n'adhéraient plus aux vertèbres ; il est probable que cette disposition est en rapport avec l'adaptation au saut, mais nous n'avons pas disséqué assez d'espèces différentes pour pouvoir l'affirmer.

La plupart des auteurs ont réuni, dans une description commune, les muscles dorsalis, coccygeo-sacralis et coccygeo-iliacus. L'ensemble forme le long dorsal de CUVIER, le sacro-lumbaris de ZENCKER, l'extensor dorsi

communis d'ECKER, la masse des huit muscles surspinaux de DUGÈS, le dorsalis d'HOFFMANN. Une telle union doit disparaître : le coccygeo-sacralis est un muscle court ; le coccygeo-iliacus est un muscle ventral. Il n'y a aucune assimilation à faire entre eux, ni avec le dorsalis.

Le muscle dorsalis lui-même a été appelé de divers noms : longissimus dorsi (ECKER, KLEIN, GAUPP), extenseur commun de la tête et du rachis (MECKEL), coccygeo-vertebralis (HOFFMANN), partie du lombo-costal (CUVIER). DUGÈS l'a divisé en six faisceaux que séparent les myoseptes et leur a donné autant de noms. Pour nous, aucune de ces dénominations n'est bonne : la première entraînerait une homologie avec le longissimus des autres vertébrés ; or, nous verrons que ce dernier muscle est tout à fait différent du dorsalis des anoures ; les suivantes n'indiquent qu'incomplètement, soit l'action, soit les attaches du muscle.

M. coccygeo-sacralis.

Du coccyx à l'apophyse transverse du sacrum.

Alytes. — Peu épais, ce muscle naît de la face dorsale de la crête du coccyx dans son tiers antérieur. Oblique en avant et en dehors, il s'insère sur la face supérieure de l'apophyse transverse du sacrum, dans sa moitié caudale. Il est situé sous les faisceaux postérieurs du dorsalis et quelques fibres passent de l'un à l'autre muscle.

Variations. — Chez *Ceratophrys*, ce muscle, beaucoup plus développé, provient de la majeure partie du coccyx et va à toute l'apophyse transverse de la vertèbre sacrée ainsi qu'à son apophyse épineuse. Il fait défaut chez *Pipa* où le coccyx et le sacrum sont soudés.

Ce muscle est innervé par la branche dorsale du

dixième nerf rachidien. Son action consiste à redresser l'angle sacro-coccygien, concurremment avec les faisceaux postérieurs du muscle dorsalis.

Valeur morphologique. — Ce muscle a été appelé coccygeo-sacralis par tous les auteurs, sauf KLEIN qui l'a nommé sacro-lumbalis. Beaucoup le réunissent au dorsalis et coccygeo-iliacus en un ensemble tripartite. Nous nous sommes déjà élevé contre cette manière de voir. Le coccygeo-sacralis représente simplement les faisceaux les plus postérieurs des muscles courts de la colonne vertébrale; il doit être considéré comme résultant de la fusion du dernier interspinalis et du dernier intertransversarius.

Mm. interneurales (et interspinales).

Entre les arcs neuraux, et, le cas échéant, entre les apophyses épineuses.

Alytes. — Ce sont de petits faisceaux, courts et larges, allant d'un arc neural à l'autre. En dehors, il atteignent les apophyses articulaires, en dedans, les rudimentaires apophyses épineuses. Le premier s'étend de V¹ à V², le dernier de V⁸ au sacrum. Nous avons écrit plus haut que les quatre premiers faisaient suite, insensiblement, aux fibres profondes du dorsalis. Un mince fascia recouvre les quatre derniers. Tout à fait en avant, on pourrait, à la rigueur, isoler aux dépens du muscle dorsalis un premier faisceau allant de l'arc neural de l'atlas à l'occipital, mais cette distinction serait artificielle.

Variations. — Ce type se conserve chez les autres anoures, mais chez ceux qui, comme Pipa et Ceratophrys, ont des apophyses épineuses bien développées, chaque muscle interneuralis se prolonge entre celles-ci pour

former un interspinalis. De plus, le faisceau réunissant l'atlas au crâne est en général mieux individualisé que chez Alytes. Chez *Rana tigrina*, CUVIER l'a vu indépendant et en a fait un splenius. Chez Pipa, il est aussi isolable; chez *Ceratophrys*, en raison de l'énorme développement de la tête et de l'ankylose de l'articulation des deux premières vertèbres entre elles, l'interneural V^{1-2} fait défaut, et l'on trouve un muscle triangulaire allant des apophyses épineuses V^{1-2} au crâne, en dedans des fibres les plus internes du muscle dorsalis.

Innervation. — Branches internes des nerfs dorsaux.

Valeur morphologique. — Appelés tantôt intercrurales, tantôt interspinales, ces muscles représentent la couche profonde du segment interne de l'épisome. La différenciation plus ou moins complète du faisceau antérieur ou céphalique doit être en rapport avec la mobilité de la tête et la taille de celle-ci.

Mm. intertransversarii.

Entre les apophyses transverses des vertèbres.

Alytes. — Au nombre de sept, ces muscles s'étendent d'une apophyse transverse à l'autre, depuis le sacrum jusqu'à l'atlas. En dedans, ils arrivent au voisinage des interneurales, mais en restent distincts. En dehors, et du sacrum à la quatrième apophyse transverse, ils entrent en contact avec le muscle ilio-lumbaris et lui adhèrent par leurs fibres profondes. Plus haut, de V^1 à V^2 , ils sont longés par deux petits faisceaux musculaires qui s'étendent entre les tubercules costaux des deuxième, troisième et quatrième apophyses transverses et ont la valeur d'intercostaux. Par leur face profonde, les intertransversarii caudaux à V^4 s'unissent aux fibres ventrales de l'ilio-

lumbaris. Par leur face dorsale, tous ces muscles, sauf le premier, se continuent avec les fibres profondes du dorsalis.

Variations. — Chez les autres anoures, on observe aussi ce manque d'individualité de la plupart des intertransversarii, ceux-ci ayant toujours tendance à se souder, soit à l'ilio-lumbaris, soit au dorsalis. Suivant les espèces, la soudure affecte plus ou moins de muscles. Chez Rana, où l'ilio-lumbaris est très développé, les cinq derniers intertransversaires se sont presque totalement incorporés à lui. Ils sont du reste très forts et empiètent sur les faces ventrale et dorsale des apophyses. Quand les apophyses transverses sont longues (Pipa, Ceratophrys), les muscles s'allongent aussi, mais pas autant, semble-t-il, que les espaces.

Innervation. — LICKLEY a prétendu que ces muscles étaient innervés par les nerfs ventraux. Cependant, sur tous nos anoures, comme GAUPP, chez Rana, nous les avons vus recevoir leurs nerfs du rameau externe de la branche dorsale. LICKLEY a dû confondre avec la partie ventrale de l'ilio-lumbaris.

Action. — Ces muscles, comme les interneurales, semblent surtout destinés à maintenir la forme de la colonne vertébrale, plutôt qu'à la fléchir latéralement, comme on le dit généralement.

Valeur morphologique. — Ils représentent, conjointement avec certains faisceaux de l'ilio-lumbaris, la couche profonde du segment externe de l'épisome.

M. intertransversarius dorsalis capitis.

De l'apophyse transverse de la 2^e vertèbre à l'occipital.

Chez Alytes, ce muscle, oblique en avant et en dedans,

va des $3/4$ internes de la deuxième apophyse transverse à l'occipital. Sous lui se trouve l'intertransversarius ventralis capitis, qui appartient à l'hyposome. Chez Rana, l'insertion du muscle empiète un peu sur l'os petrosum. Chez Pipa, ce muscle, très fort, se détache des faces ventrale et dorsale de la première apophyse transverse qui appartient en réalité à la 2^e vertèbre soudée à la première.

Innervation. — Chez les Phaneroglossa, le muscle est innervé par la branche dorsale du deuxième nerf rachidien; chez Pipa, il reçoit en outre un rameau de la branche ventrale du même nerf devenu le premier.

Action. — C'est un fléchisseur latéral de la tête.

Valeur morphologique. — Chez les Phaneroglossa, ce muscle représente, visiblement, le premier intertransversaire épisomatique; il en a gardé tous les caractères. Chez Pipa, nous avons vu qu'il débordait du côté ventral et qu'il avait une double innervation. Or, il n'existe pas d'intertransversarius ventralis chez cet anoure. Il est probable que les éléments de celui-ci se sont soudés à ceux du dorsalis et que, par suite, ce muscle a, chez cette espèce, une valeur différente de celle des Phanéroglosses.

La synonymie de ce muscle est extrêmement étendue : grand droit postérieur (COLLAN), droit antérieur (ZENCKER), oblique supérieur (CUVIER), oblique de la tête et droit latéral (KLEIN), autant de noms qui préjugent d'homologies vis-à-vis de certains muscles des mammifères; or, ces homologies ne peuvent être soutenues, la musculature dorsale des anoures s'étant développée suivant un plan tout à fait différent de celui des amniotes. Les noms de : ex-occipito-transversaire supérieur (DUGÈS), inter-

transversarius capitis superior (ECKER, GAUPP), *petro-vertebralis superior* (HOFFMANN), sont meilleurs, mais ne répondent pas aux règles de nomenclature générale que nous nous sommes posées.

M. ilio-lumbaris.

Muscle mixte, épi- et hyposomatique, allant de l'ilion à la quatrième apophyse transverse.

C'est un muscle mixte, en grande partie ventral, en moindre partie dorsal, qui, à ce dernier titre, rentre dans notre cadre d'études. C'est chez *Rana* que la partie dorsale semble le mieux développée.

Rana. — Situé au-dessous du muscle *dorsalis*, et recouvrant en partie les cinq derniers *intertransversarii*, ce muscle naît du bord antérieur de l'ilion. Il monte jusqu'au sommet de la quatrième apophyse transverse où il se termine. Sa forme est très spéciale : il constitue une gouttière entourant les sommets des apophyses transverses et les débordant ventralement et dorsalement. Il en résulte que le muscle recouvre presque toute la face dorsale des muscles *intertransversarii*, mais, qu'en même temps, il s'étend sur leur face ventrale : sur l'une et l'autre, il s'unit à eux. Il est cloisonné de myoseptes, incurvés comme lui, qui se fixent sur les apophyses transverses. Dorsalement, il se continue avec ceux du muscle *dorsalis*.

Variations. — Chez *Alytes*, le muscle s'étend sur la face ventrale et sur le sommet des apophyses transverses, mais il n'empiète pas sur leur face dorsale : aussi, sur toute cette face, les *intertransversarii* sont-ils directement recouverts par le *dorsalis*.

Chez *Pipa*, au contraire, *intertransversarii* et *ilio-lum-*

baris ne forment qu'un seul muscle qu'on peut diviser en deux segments : l'un interne, que traversent les apophyses transverses qui le cloisonnent; l'autre externe, que cloisonnent seuls les myoseptes.

Innervation. — Toute la partie de l'ilio-lumbaris située au-dessus des apophyses transverses est innervée par les nerfs dorsaux; toute celle située en dehors ou au-dessous d'elles, l'est par les nerfs ventraux.

Action. — Agissant d'un seul côté, ce muscle fléchit latéralement la colonne sur le bassin, ou inversement. La contraction simultanée des deux muscles tire en avant les deux ilions, raccourcit et consolide le tronc. Leurs antagonistes, à ce point de vue, sont deux muscles ventraux, les coccygeo-iliacus, dont la contraction projette en avant le coccyx et par suite la colonne et la tête. Dans ce mouvement, unique chez les vertébrés, il y a glissement antéro-postérieur des apophyses transverses du sacrum sur l'ilion.

Valeur morphologique. — Ce muscle, qui est l'ilio-lumbaris de la plupart des auteurs, est le transverso-iliaque de DUGÈS, et le carré des lombes (*quadratus lumborum*) de CUVIER, ZENCKER et MECKEL. Sa situation et sa double innervation nous indiquent sa vraie valeur : il répond à la fois aux faisceaux profonds et latéraux de l'épisome et aux faisceaux les plus dorsaux de l'hyposome. La fusion en ce point des deux masses musculaires, avec disparition complète du septum horizontal, est à retenir. Elle nous montre à quel degré la musculature des anoures s'est différenciée. Nous verrons, plus tard, que, dans la région des apophyses transverses, il n'est pas rare de voir de semblables fusions s'opérer entre les deux masses dorsale et ventrale (cou des

oiseaux, par exemple), mais il est exceptionnel que cette fusion donne naissance, comme ici, à un muscle long (voir aussi le cervico-hyo-capitis de *Trionyx*, p. 204).

Il va de soi que la double origine de ce muscle exclut toute homologie avec le *quadratus lumborum* des mammifères qui est uniquement ventral.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

Cette étude nous montre que l'épisome des anoures se présente comme tout à fait différent de celui des autres amphibiens. Involontairement la pensée vient de chercher la cause de cette nouvelle structure dans le passage à la vie aérienne et la locomotion par membres semi-dressés. L'étude de la musculature du têtard et de sa métamorphose peut-elle nous apporter des éclaircissements sur ce point ?

Chez les têtards d'anoures, les muscles de l'épisome présentent un aspect analogue à celui des urodèles ou des poissons. Toute la masse dorsale est traversée de myoseptes, obliques caudalement et dorsalement en partant du septum horizontal. Au voisinage de la colonne vertébrale, le myosepte se coude (angle dorso-latéral) et devient oblique cranialement et dorsalement pour aboutir à la ligne médiane. Tout le long du tronc, cette structure se répète métamériquement : il y a un myosepte par vertèbre. Au niveau de la queue, une tige fibreuse représente, seule, l'axe squelettique, mais la segmentation musculaire est néanmoins très nette ; elle s'étend sur l'hyposome et l'aspect de l'ensemble est absolument identique à celui de la queue des poissons ; puis, vite, les angles dorso-latéral et ventro-latéral font défaut. AMANS a fait remarquer que les coutures des myoseptes

étaient un peu plus arrondies que celles des sélaciens.

Abstraction étant faite de la partie caudale destinée à disparaître, comment les muscles dorsaux de l'adulte dérivent-ils de ceux du têtard ? D'après GÖTTE, qui a étudié le développement du *Bombinator igneus*, il se fait surtout des déplacements des fibres superficielles dont l'extrémité antérieure va se fixer en dedans, à la vertèbre ; la postérieure en dehors, à l'apophyse transverse de la vertèbre suivante. Les fibres profondes deviennent intertransversaires, à mesure que se développent les apophyses transverses. Ainsi la portion superficielle du muscle, toujours munie d'intersections tendineuses, deviendrait le muscle *dorsalis*, la partie profonde, les *intertransversarii*. Les choses sont plus complexes d'après SCHNEIDER. Pour lui, tous les muscles dorsaux de l'adulte sont des néoformations, muscles courts interosseux, comme muscles longs superficiels. Les muscles du têtard sont uniquement intermyoseptaux, les *intertransversarii* et les *interneurales* n'apparaissent que tard, quand se forment les cartilages vertébraux ; entre eux et les précédents, sont des espaces lymphatiques. D'autre part, dans le fascia des muscles primitifs, au voisinage de la ligne médio-dorsale et superficiellement, apparaissent de nouvelles fibres qui donneront naissance au muscle *dorsalis*. Chez *Rana*, ces fibres « se distinguent déjà sur les coupes transversales par leur petitesse et leur forte réfraction lumineuse des fibres intermyoseptales sous-jacentes » (24, p. 110). Lors de la métamorphose, la queue disparaît d'abord, puis les muscles larvaires péri-vertébraux dont la substance fibrillaire se détruit. Les muscles définitifs restent seuls.

Si les résultats de SCHNEIDER sont confirmés, les mus-

cles des anoures seraient donc tout à fait différents de ceux des urodèles, mais il faut remarquer que l'auteur ne parle pas des myoseptes du muscle dorsalis. Sont-ils la persistance de ceux des têtards ? Il semble que oui, mais le texte n'est pas clair à ce sujet. En tous cas, secondaires ou non, ces myoseptes gardent le même aspect et la même obliquité que chez le têtard tout en perdant, en partie, leurs attaches vertébrales. Il est du reste probable que leur rôle est bien restreint, car le muscle dorsalis semble agir comme un muscle long et non comme une suite de faisceaux courts. Sa structure semble en étroit rapport avec l'adaptation au saut. Il solidarise la tête avec le bassin, point d'application de la force motrice. Sa contraction, lorsque l'animal quitte le sol, soulève l'extrémité antérieure du corps et fait que le mouvement se communique à elle ; faute de cette contraction, le bassin se soulèverait, mais la tête restant sur le sol, l'animal exécuterait un saut périlleux. Quand l'anoure est en l'air, le muscle reste contracté, empêchant ainsi la partie antérieure du corps de se fléchir en bas, sous l'action de la pesanteur. Dans toute cette action, le point d'appui du muscle est en arrière, au niveau du coccyx, solidement uni lui-même à l'ilion par les muscles ventraux ilio-coccygiens.

Quant aux muscles courts, *intertransversarii* comme *interneurales*, ils sont probablement contractés durant le saut, simultanément avec le muscle mi-dorsal, mi-ventral, *ilio-lumbaris*. Cette contraction a pour résultat de donner à la colonne la rigidité nécessaire pendant que l'animal est en l'air. Faute de celle-ci, et sous l'effet de la résistance de l'air, la colonne tendrait à se fléchir, soit dorsalement, soit ventralement.

Ainsi la musculature des Anura est, comme leur squelette, profondément adaptée à leur mode spécial de locomotion et très différente de celle des Urodela. Mais elle a évolué dans une voie très particulière et toute autre que celle que suivront les amniotes. Tandis que, chez ces derniers, la musculature se clivera en trois masses longitudinales, chez les anoures, elle se clive en deux couches superposées, l'une superficielle qui agit comme un muscle long, l'autre profonde faite de muscles courts. Une néoformation musculaire consécutive à la métamorphose, entraîne l'apparition de ce type d'anoure aux dépens du têtard qui a des muscles d'urodèles. La structure ainsi réalisée est si profondément marquée, qu'elle se retrouve, presque identique, chez ceux des anoures qui ont perdu la faculté de sauter.

CHAPITRE V

LES MUSCLES DE L'ÉPISOME CHEZ LES REPTILES

Dans cette classe, la musculature de l'épisome se présente sous des aspects très divers, correspondant à la grande diversité des ordres des reptiles, mais elle peut toujours être considérée comme dérivant d'un type plus simple dont l'idée nous est assez bien fournie par les Autosauri. Le fait caractéristique des muscles épisomatiques de ceux-ci, c'est une tendance à la segmentation longitudinale, se substituant à la segmentation transversale métamérique que nous connaissions chez les poissons et les urodèles. Cette segmentation longitudinale atteindra son maximum d'effet chez les mammifères, mais déjà chez les reptiles elle s'indique d'une façon très nette, se superposant au cloisonnement métamérique, de telle sorte que l'on peut saisir, sans trop de difficultés, la façon dont celui-ci a progressivement laissé la place à celle-là.

Les trois grands systèmes que nous allons voir apparaître de chaque côté de la colonne vertébrale sont juxtaposés de dedans en dehors. Le plus interne est logé dans l'espace circonscrit par les apophyses épineuses en dedans, la ligne des apophyses articulaires en dehors ; c'est le *système du transverso-spinalis*. Latéral à lui, est le *système du longissimus* qui repose sur les apophyses transverses et les articulations costo-vertébrales. En

dehors encore de celui-ci, est le *système de l'ilio-costalis* qui recouvre les côtes jusqu'au point où le septum horizontal rejoint l'aponévrose superficielle. Chacun de ces systèmes est nettement séparé des autres par une cloison conjonctive longitudinale ; chacun d'eux est innervé par un rameau spécial du nerf dorsal : de sa branche interne pour le transverso-spinalis, de sa branche externe pour les deux autres. C'est donc à juste titre que nous avons le droit de les isoler. Nous discuterons, plus tard, l'opinion de certains auteurs qui, se basant sur des faits de fusion secondaire entre l'ilio-costalis et le longissimus, ont voulu confondre en un seul ces deux groupes musculaires (voir chap. VIII).

La conservation du type métamérique n'est pas la même suivant le système envisagé. Pour l'ilio-costalis, la segmentation primitive a substitué et des cloisons myoseptales existent encore, très nettes et complètes, chez un grand nombre de reptiles (prosauriens, majeure partie des autosauriens, crocodiliens). Le longissimus est aussi divisé en faisceaux métamériques, mais aucune cloison n'indique habituellement cette séparation. Quant au transverso-spinalis, la fusion y est plus complète et la seule trace de la segmentation originelle est le tendon qui, au niveau de chaque apophyse épineuse, reçoit un certain nombre des fibres de la masse musculaire.

D'autre part, chez les reptiles, nous voyons apparaître pour la première fois un cou. A l'existence de cette nouvelle région va s'adapter toute la partie antérieure de l'épisome, muscles et squelette. Plus le cou sera long et flexible, plus la musculature sera différenciée, quoiqu'on puisse toujours reconnaître les trois systèmes du tronc. La mobilité de la région cervicale, l'apparition chez elle

de mouvements dorso-ventraux, font que, dès les reptiles, les muscles de la nuque atteignent une organisation qui, dans ses grands traits, subsistera jusque chez les mammifères.

Dans la région caudale, le type métamérique persistera beaucoup plus nettement que dans le reste du corps, chose facile à comprendre puisque les conditions physiologiques de cette région sont beaucoup moins influencées par le passage à la vie terrestre. Ce serait cependant une erreur de répéter, à la suite de beaucoup d'auteurs, que les muscles y conservent le type des urodèles. Nous verrons qu'ils subissent, là aussi, un certain nombre de modifications.

Dans les chapitres qui vont suivre, nous étudierons successivement les prosauriens, les autosauriens, les ophidiens, les crocodiliens et les chéloniens. Nous ferons suivre cette étude d'un court appendice où nous exposerons les quelques données que nous avons pu rassembler sur les muscles dorsaux des reptiles fossiles.

ARTICLE I. — PROSAURIA

Deux seules monographies décrivent la musculature de l'épisome du *Sphenodon punctatum*. Celle de GÜNTHER ne parle que de la région du tronc et très brièvement : l'existence à ce niveau de nombreux muscles, analogues à ceux des autres reptiles, lui a tout à fait échappé. Il en est de même pour OSAWA qui, par contre, étudie en détail les muscles de la nuque. Notre propre description repose sur un exemplaire auquel la tête avait été enlevée au ras de l'atlas de telle sorte que, le corps même des muscles nuchaux restant intact, leur insertion céphalique faisait

défaut : nous avons donc dû, à ce sujet, nous reporter aux données d'OSAWA.

Dans le gros de leur architecture, les muscles du *Sphenodon* ne diffèrent pas fondamentalement de ceux que nous étudierons chez les autosauriens ; c'est à peu près la même disposition, mais plus simple, plus primitive. C'est pourquoi, dans les lignes qui vont suivre, nous nous attacherons surtout à montrer les différences entre ces muscles et leurs correspondants autosauriens. Comme ce sont ces derniers que nous avons pris comme type des reptiles, c'est à leur propos que nous discuterons plus longuement ce qui regarde les détails de leur structure et de leurs homologues, et les rapports entre leur forme et leur rôle.

Les muscles de l'épisme du *Sphenodon* sont les suivants :

RÉGION THORACO-LOMBAIRE.

Système de l'ilio-costalis	M. ilio-costalis dorsi.
— du longissimus	M. longissimus dorsi.
— du transverso-spinalis . .	M. articulo-spinalis dorsi.
— — — — —	M. spino-articularis dorsi.
— — — — —	Mm. interneurales.

RÉGION CERVICALE

Système de l'ilio-costalis	M. ilio-costalis cervicis.
— du longissimus	M. longissimus cervico-capitis.
— du transverso-spinalis . .	M. transverso-spinalis capitis.
— — — — —	M. transverso-spinalis cervicis.
— — — — —	M. suboccipitalis.

RÉGION CAUDALE.

M. dorsalis cauda.

§ 1. RÉGION THORACO-LOMBAIRE. — A première vue, cette région apparaît comme une masse musculaire compacte que segmentent des myoseptes métamériques. Chacun de ceux-ci a un trajet tout à fait analogue à celui des myoseptes des lézards (cf. fig. 11, à gauche), c'est-à-dire qu'en partant de la ligne dorsale on rencontre successivement : un court segment (segment médial), oblique en arrière et en dehors, un angle (angle dorso-latéral) ouvert en avant, un long segment (segment latéral) qui décrit une courbe à convexité craniale. Un fascia assez épais recouvrant le tout, on a l'impression qu'il s'agit là d'un épisode non divisé en muscles distincts, donc comparable à celui des urodèles. C'est effectivement ce qu'a cru GÜNTHER qui appelle cet ensemble *longissimus dorsi*. OSAWA décrit aussi et représente (72, fig. 21, p. 541) cette masse comme non segmentée : il ajoute même que, latéralement, elle passe insensiblement dans la musculature intercostale.

En réalité, quand on a enlevé avec soin le fascia superficiel, on reconnaît qu'il existe à ce niveau les trois grands systèmes musculaires¹ que nous décrirons et représenterons en détail à propos des autosauriens où leur différenciation est particulièrement nette.

a) *Système de l'ilio-costalis*. — Il est formé par le *M. ilio-costalis dorsi* dont la disposition est analogue de point en point à celle du même muscle du *Lacerta*. En dehors, il s'étend sur les côtes jusqu'au niveau des apophyses uncinées où commence l'*obliquus externus*. En dedans, une mince cloison le sépare du *longissimus*. La

1. On trouve, en outre, de petits muscles immédiatement sous-cutanés et logés dans la base de la crête dorsale. Nous ferons abstraction de ces formations qui existent aussi chez certains autosauriens.

majorité des fibres musculaires est intermyoseptale ; les plus profondes sont intercostales. Il est probable que ce sont ces dernières qu'OSAWA a décrites sous le nom d'intercostalis externus ; de là s'explique qu'il déclare ne pas pouvoir le séparer des muscles spinaux.

b) *Système du longissimus*. — Il est représenté uniquement par le *M. longissimus dorsi*, qui correspond à la région des angles dorso-latéraux des myoseptes. Chacun de ces angles superficiels se prolonge, dans l'épaisseur du muscle, par une cloison myoseptale, oblique en arrière et ventralement, qui diminue progressivement d'épaisseur et disparaît un peu avant d'atteindre le plan des apophyses transverses. Le longissimus est ainsi divisé en faisceaux, bien isolés dans toute leur portion superficielle, plus ou moins confondus dans leur partie profonde. Dans chacun de ceux-ci, les fibres musculaires, obliques dorsalement et cranialement, se portent du squelette et du myosepte postérieur au myosepte antérieur.

En dedans, aucune cloison ne sépare le longissimus de l'articulo-spinalis : seule, la direction différente des fibres permet, peu nettement du reste, d'isoler les deux muscles.

c) *Système du transverso-spinalis*. — Il comprend trois couches superposées. La première, oblique en dedans et cranialement, forme le *muscle articulo-spinalis* qui s'insère sur les apophyses épineuses par de gros et forts tendons dont la longueur est d'environ 1 1/2 métamère. La seconde forme le *muscle spino-articularis*, inversement dirigé, et dont les tendons, plus grêles, ont la même longueur. La troisième constitue, entre chaque deux vertèbres successives, une couche continue dont la

majorité des fibres est *interneurale*, les fibres les plus internes pouvant être dites *interépineuses*, les plus externes *interarticulaires*.

§ 2. RÉGION CERVICALE. — *M. ilio-costalis cervicis*. — Assez faible et situé sur les côtés du cou, ce muscle fait suite à l'ilio-costalis dorsi. Il avance en perdant peu à peu son caractère métamérique et s'insère à la face dorsale des côtes cervicales et aux extrémités des apophyses transverses jusqu'à l'atlas. Il est innervé par les branches externes des nerfs dorsaux, jusque et y compris le premier nerf.

Ce muscle correspond au muscle de même nom des autosauriens.

M. longissimus cervico-capitis (OSAWA). — Situé en dedans du précédent et assez large, il continue le longissimus dorsi mais, à partir de la 5^e vertèbre, ne présente plus d'intersections tendineuses. C'est un muscle rubané qui se dirige en avant, se fixant au passage sur les premières apophyses transverses. Il se termine sur le pariétal et le squamosal : au niveau de cette insertion, le muscle se dédouble partiellement en deux corps superposés.

Ses nerfs se détachent des nerfs dorso-cervicaux en dedans du rameau de l'ilio-costalis.

Ce muscle correspond à la fois au longissimus capitis superficialis et au longissimus capitis profundus des autosauriens.

M. transverso-spinalis capitis. — C'est un muscle bien différencié qui naît, par de longs et forts tendons, des apophyses épineuses 6 à 11 (7 à 12 sur l'exemplaire d'OSAWA) et reçoit en outre quelques faisceaux du trans-

verso-spinalis cervicis sous-jacent. Assez étroit, il va en avant, en longeant la ligne médiane, et se termine sur le pariétal et le sus-occipital. Vers sa partie moyenne il offre une intersection tendineuse.

Le plus antérieur de ses nerfs est la branche interne du premier cervical qui lui parvient en traversant le muscle suboccipitalis.

OSAWA appelle ce muscle spino-occipitalis et le compare au splenius des mammifères. Or ce muscle est incontestablement l'homologue du transverso-spinalis capitis des autosauriens dont il a tout, jusqu'à l'innervation. Nous montrerons, à propos de ces derniers, qu'il n'a rien à faire avec le splenius.

M. transverso-spinalis cervicis. — OSAWA décrit isolément les deux faisceaux que nous réunissons sous ce nom. Le faisceau interne ou spinal s'étend des premières dorsales à C². Ses fibres naissent des faces latérales et de la base des apophyses épineuses postérieures et se terminent aux mêmes points des antérieures. Chemin faisant, le muscle détache trois digitations pour le transverso-spinalis capitis qui le recouvre. Le faisceau externe (muscle semi-spinalis d'OSAWA) naît de la grande masse du tronc et des apophyses transverses des vertèbres antérieures. Il se dirige vers le faisceau précédent et se termine comme lui ; ses dernières fibres atteignent l'axis.

M. suboccipitalis. — Epais et triangulaire, il se porte des apophyses épineuses des deux premières cervicales à l'opisthotique et, un peu, au prootique. La branche interne du premier nerf dorso-cervical le traverse.

Ce muscle est appelé par OSAWA rectus capitis major seu occipito-cervicalis ; en réalité, c'est l'homologue très

net du suboccipitalis des sauropsidés. Il est du reste perforé par le même nerf qu'eux.

§ 3. RÉGION CAUDALE. — OSAWA dit seulement qu'il y a là une masse musculaire indifférenciée, nettement métamérique et de plus en plus tendineuse vers la pointe de la queue. Comme pour le tronc, cette description ne correspond pas à la structure réelle de l'épisome caudal.

Au niveau du bassin, l'ilio-costalis dorsi se termine presque entièrement sur l'ilion ; seuls, quelques faisceaux se jettent dans le longissimus. Ce dernier muscle, ainsi que le transverso-spinalis, pénètre dans la queue, puis tous deux se fusionnent pour constituer le *muscle dorsalis caudæ*. Celui-ci constitue une masse longitudinale dont la face superficielle est traversée métamériquement par des bandes tendineuses ayant la forme d'un W regardant en avant (). Les deux angles postérieurs, ainsi que l'angle antérieur, donnent chacun naissance à un cône charnu qui s'enfonce obliquement dans la profondeur : ainsi chaque métamère est fait de trois cônes alternés, dont deux naissent du W qui le limite crânialement et un du W caudal. Un mince fascia recouvre chaque cône : on peut le considérer comme représentant la portion profonde de chaque myosepte, tandis que la bande tendineuse en W représenterait sa portion superficielle. Ajoutons que chaque cône est légèrement excavé à sa base qui loge le sommet du cône correspondant du métamère voisin. Nous assistons donc à l'ébauche d'une disposition très particulière, la structure dite conique, que nous retrouverons, plus spécialisée, dans la queue des auto-sauriens où nous la décrirons et la discuterons longuement.

L'étude qui précède nous permet de conclure que la musculature du *Sphenodon* est une musculature typique de reptile. Seuls quelques caractères particuliers (existence d'un *longissimus capitis* unique, séparation incomplète du *longissimus* et du *transverso-spinalis* au dos, début de structure conique à la queue) peuvent être regardés comme plus primitifs et, en ce sens, font en quelque sorte une transition vers la disposition des urodèles.

ARTICLE II. — AUTOSAURI

I. — ÉTUDE DU SQUELETTE

Les vertèbres des autosauriens nous offrent le type que nous trouverons désormais chez tous les amniotes. Elles sont gastrocentriques, étant formées de l'union des *basidorsalia*, des *interventralia* et des *basiventralia*. Ces dernières pièces portent les côtes et sont toujours situées à l'avant de la vertèbre.

On peut distinguer dans la colonne les régions : cervicale, thoracique, lombaire, sacrée et caudale. Les vertèbres thoraciques nous serviront de type.

Vertèbres thoraciques. — Toujours très nombreuses, elles sont essentiellement caractérisées par la présence de côtes, sternales ou non. Le corps vertébral est légèrement aplati dans le sens dorso-ventral, même chez les caméléons. Il est amphicœle chez les *Geckones*, et c'est une des raisons qui fait regarder ce groupe comme primitif. Il est procoele chez tous les autres autosauriens : la tête articulaire regarde en avant et un peu en haut ; elle est allongée transversalement ; cette disposition coïncide avec une motilité surtout latérale. L'arc neural, bien développé, est surmonté d'une apophyse épineuse

assez haute et légèrement inclinée en arrière. Les premières apophyses vont en augmentant jusque vers la cinquième dorsale puis elles diminuent lentement ; mais cette disposition n'est apparente que chez les reptiles d'assez grande taille et est en rapport avec l'origine des muscles extenseurs de la tête. Le bord caudal de l'arc neural se renfle souvent en une forte saillie qui aboutit en dehors à la zygapophyse postérieure. Cette saillie est destinée aux muscles interneurales.

Les apophyses transverses se détachent de la base de l'arc neural dans sa partie antérieure. Très courtes, elles sont reliées par un épais ligament aux tubercules costaux, mais il n'y a pas d'articulation, la côte s'articulant uniquement avec le corps vertébral par sa tête. La face supérieure de l'apophyse transverse porte une facette à peu près plate qui regarde en haut et en dedans ; c'est la zygapophyse antérieure. La zygapophyse postérieure, orientée en sens opposé, est située sur une saillie qui prolonge en bas et en dehors le bord postérieur de l'arc neural.

Outre les articulations des corps vertébraux et des zygapophyses, il existe en plus, chez certains autosauriens (Iguanidæ, etc...) une articulation entre les bords supérieurs des arcs neuraux. Celle-ci présente le type dit du zygosphène et du zygantre, caractéristique des vertèbres des ophiidiens avec lesquelles nous le décrirons.

Vertèbres cervicales. — Il y en a toujours au moins deux, l'atlas et l'axis. La première a un léger tubercule dorsal. La seconde a toujours une forte apophyse épineuse, destinée à donner insertion à un muscle spécial, le muscle suboccipitalis. Cette disposition se retrouve chez tous les amniotes.

Ces deux vertèbres sont dépourvues de côtes, mais ont

d'assez longues apophyses transverses. Les trois ou quatre vertèbres postérieures à elles ont, en général, des côtes ; comme, d'habitude, celles-ci n'atteignent pas le sternum, on les considère souvent comme cervicales. Etant donné que le coelome s'étend au-dessous de ces vertèbres, nous croyons plus juste, comme l'a montré L. VIALLETON (30), de les classer comme thoraciques. Au point de vue morphologique elles ne diffèrent du reste en rien des autres vertèbres thoraciques.

Vertèbres lombaires. — Pareilles aux vertèbres thoraciques, elles n'en diffèrent que par l'absence de côtes que compense la longueur des apophyses transverses ; elles sont le plus souvent au nombre de deux.

Vertèbres sacrées. — Elles sont deux, soudées ou non en un seul os.

Vertèbres caudales. — Très nombreuses, ces vertèbres présentent, au niveau de la partie moyenne de leur corps, chez les Geckones et beaucoup de Lacertae, un septum transversal cartilagineux. C'est là que s'effectue la rupture de la queue, lors de l'autotomie de cet organe.

Les apophyses épineuses, assez longues et rétroversées, naissent de la partie postérieure de l'arc neural. Les apophyses transverses, longues et parfois en légère antérotation, se détachent du corps de la vertèbre, contre la racine de l'arc ; leur insertion est antérieure sur les premières vertèbres, mais elle atteint le milieu de l'os dès le second quart de la queue. Les apophyses articulaires antérieures, qui naissent de l'arc lui-même, sont indépendantes des transverses. Vers la fin de la queue, toutes les apophyses tendent à disparaître.

Considérée dans son ensemble, la colonne vertébrale est à peu près rectiligne ou décrit une voûte peu accentuée.

Chez les caméléons cependant, cette voûte est particulièrement forte. Il existe de plus habituellement, au niveau des vertèbres antérieures (atlas, axis et les trois ou quatre premières thoraciques à côtes asternales), une légère courbure à concavité supérieure qui loge les épais muscles de la nuque. Dans toute la colonne, le mouvement essentiel est celui de flexion latérale. La flexion dorsale est nulle, la flexion ventrale est faible, exception faite des caméléons, surtout à la queue. De très légers mouvements de torsion semblent aussi possibles.

II. — ÉTUDE DES MUSCLES

La musculature du dos des autosauriens a été comparativement beaucoup moins étudiée que celle des anoures. CUVIER et MECKEL ne donnent que très peu de détails sur elle, réservant le gros de leur étude aux autres reptiles. STANNIUS, WIEDERSHEIN, OWEN la décrivent à peine ; il n'existe vraiment sur ce sujet que les deux monographies de MIVART pour l'iguane et le caméléon, et celles de SANDERS pour le Gecko et *Liolepis*. La description d'HOFFMANN, dans les Bronn's Klassen, est uniquement faite d'après les données des deux auteurs précédents ; mais l'auteur allemand n'a pas remarqué que le même nom désignait parfois, chez l'un et chez l'autre, des muscles différents : il en résulte que sa synthèse est beaucoup moins exacte et moins claire que les descriptions qui ont servi à l'établir.

Ajoutons que les monographies d'HUMPHRY sur *Uromastix* et de SANDERS sur le *Phrynosoma*, les travaux de GADOW sur la queue des reptiles et de CHAPPUIS sur les muscles sous-occipitaux, fournissent encore quelques renseignements complémentaires.

Nos dissections ont porté sur les espèces suivantes, appartenant aux trois sous-ordres des autosauriens :

GECKONES.	<i>Famille des Geckonidæ</i> . . .	Platydaetylus mauritanicus.
—	—	Platydaetylus facetanus.
LACERTÆ.	<i>Iguanidæ</i>	Iguana tuberculata.
—	<i>Agamidæ</i>	Uromastix sp. (queue seule ⁴).
—	<i>Anguidæ</i>	Pseudopus apus.
—	—	Anguis fragilis.
—	<i>Lacertidæ</i>	Lacerta ocellata.
—	—	— viridis.
—	—	— muralis.
—	<i>Scincidæ</i>	Scincus officinalis
—	—	Chalcides ocellatus.
CHAMELEONTES.	<i>Chamæleontidæ</i> .	Chamæleo vulgaris.

En raison des différences assez notables que l'on peut rencontrer entre les diverses familles, et de l'utilité d'établir d'abord un type bien caractéristique des autosauriens, nous décrirons en premier lieu la myologie du Lacerta. L'étude de celle-ci nous servira de point de départ, non seulement pour la compréhension des autres familles, mais encore pour celle des autres groupes de reptiles, voire même des oiseaux et des mammifères.

Les muscles de l'épisome des autosauriens sont les suivants :

RÉGION THORACO-LOMBAIRE.

Système de l'ilio-costalis	M. ilio-costalis dorsi.
— du longissimus	M. longissimus dorsi.
— du transverso-spinalis . .	M. articulo-spinalis dorsi.
—	M. spino-articularis dorsi.
—	Mm. interneurales.

RÉGION CERVICALE¹.

Système de l'ilio-costalis. . . .	M. ilio-costalis cervicis, seu capitis.
— du longissimus	M. longissimus capitis superficialis.
— — — —	M. longissimus capitis profundus.
— du transverso-spinalis. .	M. transverso-spinalis capitis.
— — — —	— cervicis.
— — — —	M. suboccipitalis.

RÉGION CAUDALE.

Système de l'ilio-costalis	M. ilio-costalis caudæ.
— du longissimus	M. longissimus caudæ.
— du transverso-spinalis. .	M. transverso-spinalis caudæ.
	M. dorsalis caudæ.

§ I. RÉGION THORACO-LOMBAIRE. — Dans cette région, les trois grands muscles de l'épisome sont couverts d'un fascia, très mince au niveau de l'ilio-costalis, plus épais au niveau du longissimus, très dense au niveau du transverso-spinalis. Profondément, ce fascia adhère aux deux cloisons longitudinales qui séparent les trois muscles, aux myoseptes de l'ilio-costalis et à la ligne des apophyses épineuses. Lorsque ce fascia est en place, les lignes de séparation entre les muscles n'apparaissent pas, par contre les myoseptes de l'ilio-costalis, le tendon terminal en V du longissimus et les tendons épineux des articulo-spinales se voient par transparence. Il en résulte que l'on a tout à fait l'impression d'une masse musculaire segmentée transversalement par des cloisons coudées comme chez les urodèles ; seul, le léger espace qui sépare le tendon

1. Quelques auteurs décrivent dans cette région des *Mm. intertransversarii* ; ces muscles existent bien, mais ils sont ventraux.

de l'articulo-spinalis du faisceau interne du longissimus marquerait une interruption dans la cloison (fig. 7, I.) Quand le fascia d'enveloppe est enlevé, et qu'on a isolé les muscles, cet aspect s'efface.

a) *Système de l'ilio-costalis*. — *M. ilio-costalis dorsi*.

Large muscle couvrant toute la partie latérale du dos, et cloisonné métamériquement par les myoseptes et les côtes.

Lacerta. — Très large, ce muscle recouvre toute la face supérieure des côtes et arrive en dehors jusqu'aux insertions de l'obliquus externus, point qui correspond à l'union de la face dorsale et de la face latérale du corps. En avant il atteint le cou, en arrière le bassin.

Des myoseptes, en nombre égal à celui des vertèbres, cloisonnent le muscle. Chacun d'eux forme une cloison oblique de la superficie vers la profondeur dans le sens caudo-cranial, qui s'insère profondément sur une côte. Leur bord superficiel est visible sur la face dorsale du muscle ; il est oblique en dehors et en arrière tout en décrivant une légère courbe concave en avant. Vu l'inclinaison dorso-caudale des myoseptes, le bord superficiel correspond en projection à la côte suivant celle où s'insère le bord profond. En dedans, les myoseptes s'attachent sur la cloison qui les sépare du longissimus ; en dehors, ils se terminent au contact de l'obliquus externus.

Les fibres musculaires de l'ilio-costalis sont situées entre ces cloisons ; elles sont obliques en avant et un peu en dehors ; la majeure partie d'entre elles va d'une cloison à l'autre : fibres intermyoseptales ; les plus profondes vont d'une côte à l'autre : fibres intercostales. L'obliquité des cloisons a pour résultat que les faisceaux de chaque case s'invaginent sous ceux de la case précédente. Il en

résulte qu'une coupe vertico-transversale du tronc intéressera toujours deux des loges de l'ilio-costalis (fig. 8). Profondément, le muscle repose sur les fibres musculaires intercostales dont ne le sépare aucun fascia, mais seulement le nerf intercostal.

Le muscle présente ces mêmes caractères tout le long du dos. En avant, il se continue, à peine modifié, par l'ilio-costalis cervicis (voir plus loin). Caudalement il commence à se retrécir vers les dernières côtes. Le dernier faisceau s'attache en avant sur le myosepte qui répond à la dernière côte ; en arrière, sur un myosepte fixé profondément à l'ilion. Ce dernier faisceau est très long : il a une valeur triple des autres, car il correspond aux deux vertèbres lombaires. Derrière lui commence la partie caudale de l'ilio-costalis.

Variations. — La plupart des autosauriens diffèrent du *Lacerta* par la disparition progressive des myoseptes et, ainsi, un muscle unique tend à se substituer aux muscles métamériques primitifs. Il n'y a encore rien de tel chez les *Geckonidæ* et les *Iguanidæ* : les myoseptes traversent tout le muscle, mais ils sont extrêmement minces. En outre, leur obliquité est plus prononcée car leur bord superficiel est de trois espaces plus caudal que le bord costal. Chez *Pseudopus* (fig. 7, II), les myoseptes font défaut dans le quart médial du muscle ; les fibres les plus internes sont donc bimétamériques. La disposition est identique chez l'orvet (fig. 9, III), mais les myoseptes, n'occupant plus que les deux tiers inférieurs du muscle, les fibres médiales traverseront trois espaces avant de rencontrer de cloison ; elles seront trimétamériques.

Les choses arrivent à leur maximum de réduction

chez les Scincidæ (fig. 7, IV) : les myoseptes existent toujours, mais ils sont enfouis dans les couches pro-

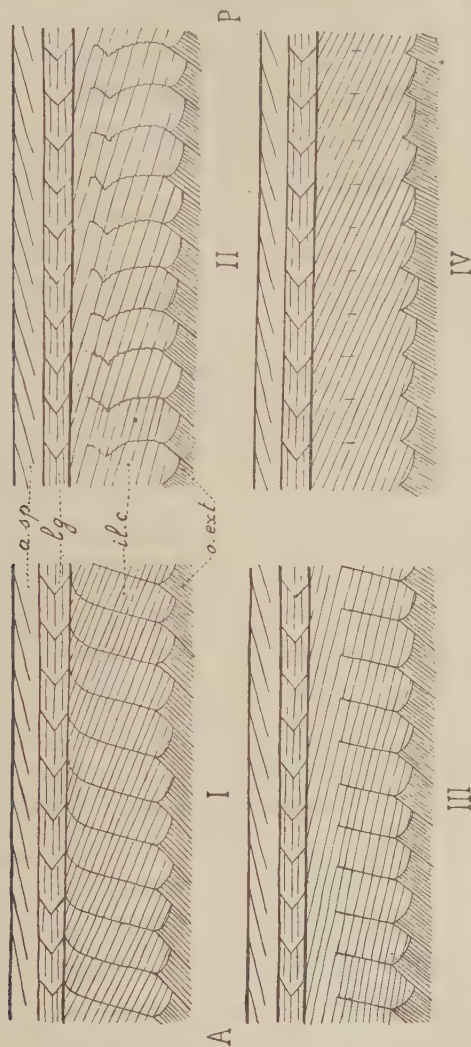


Fig. 7. — Vue latérale schématique de l'épisme de quelques autosauroïens.

I : Lacerta; II : Pseudopus; III : Anguis; IV : Chalcides. On remarquera comment, par disparition progressive de ses myoseptes, l'ilio-costalis, strictement métamérisé chez le lézard, se transforme progressivement en un muscle long, polymérique.

a. sp., m. articulo-spinalis, formant la couche superficielle du système du transverso-spinalis; --- *lg.*, m. longissimus; — *il. c.*, m. ilio-costalis; — *o. ex.*, m. obliquus externus; — *A*, côté caudal; — *P*, côté cranial.

fondes de l'ilio-costalis ; c'est à peine s'ils s'élèvent au-dessus des côtes sur lesquelles ils s'insèrent. Il s'ensuit que, tandis que les faisceaux profonds sont monométa-

mériques, étant soit intermyoseptaux, soit intercostaux, les faisceaux superficiels sont faits de fibres longues, très obliques en avant et en dehors, allant sans arrêt du bord interne au bord externe du muscle, en sautant cinq à six espaces intercostaux. Si l'on examine ces fibres à un fort grossissement, on constate qu'en leur milieu elles sont coupées par de très courtes travées conjonctives, au nombre de une par métamère. Ces travées sont probablement le reste de la portion superficielle des myoseptes, mais elles sont isolées de la partie profonde et sont limitées aux couches moyennes du muscle ne s'étendant ni en dehors, ni en dedans. Cette disposition est à retenir; elle permettra de comprendre l'ilio-costalis des ophidiens.

Chez le caméléon (fig. 12), le muscle subit une réduction d'un tout autre genre que chez les autres autosauriens. Né de l'ilion, il arrive directement à la dernière côte et se divise en deux portions. L'externe, de beaucoup la plus large, est uniquement intercostale; elle forme une couche extrêmement mince dont les fibres vont d'une côte à l'autre. MIVART avait dit que ce muscle, chez le caméléon, n'était pas séparable des intercostaux. Cependant l'obliquité inverse des faisceaux (l'intercostal externe est oblique en arrière et ventralement, l'ilio-costalis en avant et ventralement), et surtout l'innervation, permettent la séparation. La portion interne forme un étroit ruban qui court tout le long de la cloison de séparation du longissimus. Au niveau de chaque côte elle présente un myosepte; c'est elle qui, en avant, se continue dans l'ilio-costalis cervicis.

Chez l'amphibène, d'après MECKEL, les faisceaux de l'ilio-costalis ne s'attacheraient pas en avant aux côtes,

mais à la ligne latérale de la peau où ils se perdraient dans une couche musculaire peaucière, formée de fibres longitudinales qui occupent toute la surface du dos. Cette disposition serait en rapport avec la faculté que possède l'animal de mouvoir son corps d'avant en arrière (18, V, p. 272).

Cependant CUVIER est moins affirmatif quant à la valeur de ce muscle, car il écrit : « Le muscle externe à l'épineux (le transverso-spinalis) qu'on pourrait, à cause de son origine sur les apophyses articulaires, prendre pour le long dorsal, va s'insérer sur la ligne latérale de la peau » (8, I, p. 300). D'autre part, HOFFMANN, à propos des *Amphisbænoïdæ*, dit simplement (70, p. 670) : chez *Amphisbæna* et *Lepidosternon*, le muscle ilio-costalis est extraordinairement puissant.

Innervation. — Chaque nerf dorsal se partage en deux branches, externe et interne. La première s'insinue le long de la cloison de séparation du longissimus et de l'ilio-costalis et innerve ces deux muscles. Chez les espèces (*Chamaelo*, *Chalcides*, *Anguis*) où l'ilio-costalis a deux sortes de fibres, les fibres les plus externes, monométamériques, reçoivent une branche spéciale du nerf dorsal externe qui les aborde par leur face profonde.

Action. — L'ilio-costalis est, par excellence, un muscle fléchisseur latéral du corps. A ce titre, il a une grande importance dans la locomotion des autosauriens. Il est, en effet, évident que chez ceux-ci, malgré la présence habituelle des quatre membres, les inflexions latérales du corps jouent toujours un rôle considérable dans la progression. Les chronophotographies de MAREY montrent que le lézard et le gecko, lorsqu'ils courent, fléchissent alternativement leur corps à droite et à gauche. Le sommet de chaque

courbe correspond au membre qui se porte en avant ; il y aura donc toujours deux convexités, dont l'une correspond à l'un des membres antérieurs, l'autre au membre postérieur du côté opposé. Chez les espèces à membres en voie d'atrophie ou disparus, Anguidæ et Scincidæ, les mouvements de flexion latérale passent au tout premier plan dans la locomotion et le rôle de l'ilio-costalis devient encore plus considérable ce qu'indique son plus grand développement.

Valeur morphologique. — MIVART et SANDERS ont bien vu ce muscle et l'ont appelé sacro-lumbalis ; de même HOFFMANN. Effectivement il correspond au muscle de même nom des mammifères et sa position tout à fait externe, son origine iliaque et ses insertions costales sont de bons caractères pour le reconnaître. La métamérisation nette qu'il présente chez les Lacertidæ permet de le comparer facilement à toute la partie latérale de l'épisome des urodèles et des poissons. D'autre part, l'étude des Anguidæ et des Scincidæ nous fait assister à la disparition progressive de sa segmentation. Il y a certainement une relation entre cette disparition et la locomotion de ces reptiles par mouvements serpenti-formes. L'étude des serpents nous montrera, plus tard, que, dans leur ilio-costalis, les myoseptes ont disparu, sauf dans le milieu du muscle : la ressemblance avec le Chalcides est très grande. La convergence de vie a donc amené une identique évolution du muscle.

b) *Système du longissimus.* — *M. longissimus dorsi.*

Suite de faisceaux obliques en avant et en haut, dont chacun naît sur l'apophyse transverse d'une vertèbre et se termine, par deux tendons, sur les deux cloisons qui le séparent des muscles voisins.

Lacerta. — Beaucoup plus étroit que l'ilio-costalis en

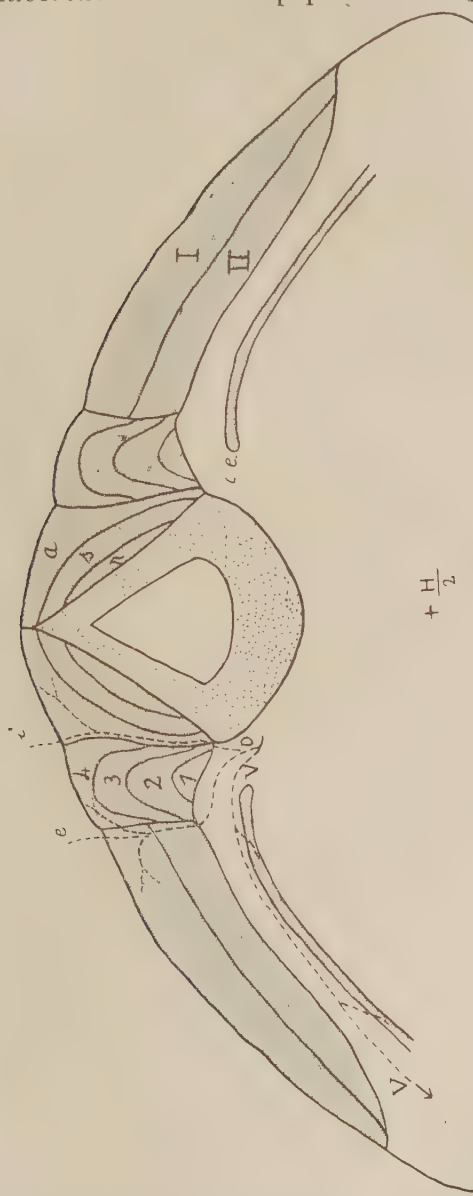


Fig. 8. — Coupe transversale de l'épistome de *Lacerta muralis*, à mi-distance entre les deux ceintures ; demi-schématisé en ce que la section est supposée intéresser dans toute sa longueur le même espace intercostal ;

$\times 7,5$.

I et *II*, deux cases successives de l'ilio-costalis, numérotées d'avant en arrière ; — 1, 2, 3, 4, faisceaux du longissimus, numérotés de même ; — *a*, m. articularis ; — *s*, m. spino-articularis ; — *u*, m. intercostalis ; — *i*, *e*, m. intercostalis externus ; — *V*, branche ventrale du nerf rachidien ; — *D*, sa branche dorsale avec *i* et *e*, ses deux rameaux de terminaison (en réalité ces deux rameaux cheminent dans les cloisons de séparation des muscles) ; — $\frac{H}{2}$, point de mi-hauteur du corps.

dedans duquel il est placé, ce muscle court tout le long

du dos, au-dessus des articulations transverso-costales. Il est formé de faisceaux longitudinaux, métamériques, dont chacun s'attache profondément sur la très courte apophyse transverse, depuis l'apophyse articulaire en dedans jusqu'à la tête de la côte sur laquelle débord l'origine du muscle en dehors. Chaque faisceau se dirige ensuite cranialement et dorsalement, s'élargissant en prenant la forme d'un demi-cône à concavité ventrale; il chemine pendant trois à quatre espaces intervertébraux et apparaît sur la face superficielle du muscle où, au bout d'un espace, il se termine en se bifurquant en deux petits faisceaux, externe et interne, dont chacun devient immédiatement tendineux (fig. 11, à droite).

Le tendon externe se jette sur la cloison qui sépare le muscle de l'ilio-costalis, au point où le myosepte de ce dernier aboutit à cette cloison. Le tendon interne se jette sur la cloison qui sépare le muscle du transverso-spinalis. Situés immédiatement au-dessous du fascia dorsal, ces tendons lui adhèrent et l'adhérence devient très intime en dedans, où le fascia adhère, lui aussi, à la cloison de séparation interne.

Ainsi, dans l'ensemble, le longissimus est formé de faisceaux de quatre à cinq métamères de long, obliques d'arrière en avant et de la profondeur vers la superficie. Chacun d'eux recouvre, dans sa concavité ventrale, les faisceaux antérieurs à lui et est lui-même logé sous les faisceaux qui lui sont postérieurs. Dans ce trajet, ils prennent en outre de nombreuses origines sur les deux cloisons qui les séparent du transverso-spinalis en dedans, de l'ilio-costalis en dehors (fig. 8).

Le muscle s'étend, tel quel, tout le long du tronc; en avant, il aboutit au cou où il se divise en deux muscles

secondaires; en arrière il passe sans modification sur les apophyses transverses des vertèbres sacrées et se continue dans la queue.

Variations. — La plupart des Autosauri affectent le type du *Lacerta*. Cependant, chez le caméléon, les faisceaux dépassent six métamères de longueur et forment chacun un cône presque complet qui englobe presque tout le faisceau qui lui est antérieur. La partie terminale présente un long tendon avant de se bifurquer (fig. 12). En arrière, le longissimus s'arrête sur l'ilion. Chez les Scincidae, le tendon de terminaison interne fait défaut; l'externe, plus fort que normalement, existe seul.

Innervation. — Le longissimus est innervé par la branche de bifurcation externe du nerf dorsal.

Action. — Ce muscle agit d'abord comme extenseur de la colonne vertébrale. Prenant son point fixe sur une apophyse transverse, chaque faisceau tend à redresser la partie du corps qui lui est antérieure. Il est intéressant de constater que le muscle n'agit pas directement sur les os, mais sur le fascia dorsal et les cloisons de séparation. Ce n'est que par l'intermédiaire de ces formations que la traction peut se transmettre aux pièces osseuses. En tendant les cloisons, le longissimus favorise l'action de l'ilio-costalis et du transverso-spinalis. On remarquera, en effet, que les faisceaux de ces muscles divergent en dedans et en dehors en partant de ces cloisons et en continuant la direction des deux tendons du longissimus; on peut alors se demander si le rôle essentiel dans la flexion latérale de l'épisome n'est pas due à ce dernier muscle. Sa contraction se ferait la première; elle aurait pour résultat de tendre la cloison de séparation muscu-

laire qui offrirait un point d'origine solide aux fibres du transverso-spinalis d'une part, de l'ilio-costalis de l'autre. La contraction simultanée de ces deux muscles déterminerait la flexion latérale.

Valeur morphologique. — Malgré son indépendance très nette, ce muscle n'a été isolé que par SANDERS, qui lui a donné le même nom que nous. MIVART, sous ce nom, a étudié simultanément le transverso-spinalis. HOFFMANN, n'ayant pas remarqué cela, et se basant sur l'identité d'appellation, a réuni dans une commune description le muscle de MIVART comme celui de SANDERS. Les quelques auteurs : MECKEL, GEGENBAUR, HUMPHRY, qui ont cherché à comparer les muscles dorsaux des reptiles à ceux des autres vertébrés n'ont pas ou à peine isolé ce muscle. Nos descriptions prouvent cependant qu'il a une existence propre indiscutable. Dérivé du segment intermédiaire des myomères des poissons, nous le retrouverons, gardant toujours sa même position sur les apophyses transverses, chez les oiseaux et les mammifères.

c) *Système du transverso-spinalis.* — Chez les auto-sauriens, ce système est formé de trois couches : l'une superficielle, oblique, qui correspond au transverso-spinalis des classiques mais que nous appellerons articulo-spinalis ; une moyenne, oblique en sens inverse, ou couche du spino-articularis ; une dernière, profonde, formée par les muscles courts intervertébraux. Ces trois couches sont intimement unies les unes aux autres ; ce n'est qu'à un point de vue didactique qu'on a le droit de les séparer. D'autre part, au-dessus de la première, se développe, chez les caméléons, une nouvelle couche qui semble propre à cette famille.

M. articulo-spinalis dorsi.

Des apophyses articulaires aux apophyses épineuses ; faisceaux obliques en avant et en dedans.

Lacerta. — Ce muscle forme la majeure partie du transverso-spinalis et engaine les autres en dehors et dorsalement. Il est formé d'une couche continue de fibres musculaires, obliques en avant, en dedans et en haut, qui naissent sur la face dorsale des apophyses articulaires et des lames vertébrales. De la face superficielle de cette masse se détache, au niveau de chaque vertèbre, un tendon aplati très résistant qui continue la direction des faisceaux charnus et va s'insérer sur l'angle postérieur du sommet de la deuxième apophyse épineuse située en avant chez *L. ocellata*, de la première chez *L. viridis*. Ces tendons, dont chacun franchit par conséquent un ou deux espaces intervertébraux, sont couchés les uns sur les autres, tout le long de la ligne médio-dorsale (fig. 9).

En outre, au niveau du point où la cloison de séparation entre le transverso-spinalis et le longissimus reçoit le tendon de terminaison interne de ce dernier muscle, il se détache de cette cloison autant de faisceaux fibreux obliques en avant et en dedans, continuant donc la direction du tendon interne du longissimus ; chacun de ces faisceaux aboutit à la base d'un des tendons du transverso-spinalis avec lequel il se continue. Plus on examine une partie antérieure du corps, plus la cloison de séparation précitée est mince ; elle est tellement réduite dans le tiers antérieur du thorax que l'on peut vraiment dire que le tendon interne du longissimus passe dans le transverso-spinalis.

En avant, le muscle articulo-spinalis donne naissance au transverso-spinalis capitis et se continue pour former le transverso-spinalis cervicis. En arrière, il franchit les vertèbres sacrées et se poursuit dans la queue.

Variations. — Les principales différences que l'on observe entre les autosauriens tiennent à la plus ou moins grande longueur du tendon de l'articulo-spinalis. Chez le Pseudopus, ce tendon a le maximum : il franchit cinq espaces intervertébraux ; d'autre part on peut suivre les faisceaux charnus dont il dérive, le long de six espaces, jusqu'à leur insertion articulaire. Chez le gecko, au contraire, il n'y a pour ainsi dire pas de tendons et chaque faisceau charnu ne s'étend que sur trois métamères.

Le caméléon offre une disposition tout à fait spéciale (fig. 12). La couche superficielle du muscle est recouverte de faisceaux tendineux rubanés, en forme de V. La branche interne de chacun se détache de l'angle antérieur du sommet des apophyses épineuses ; la branche externe se détache de la cloison de séparation d'avec le longissimus, au niveau du point où celle-ci reçoit le tendon interne de ce dernier. Le sommet du V, dirigé en avant, s'enfonce dans la profondeur et donne naissance à un faisceau musculaire conique creux à base postérieure et à sommet antérieur, qui repose sur la ligne des apophyses articulaires. Chacun de ces faisceaux pénètre dans le cône formé par le faisceau antérieur à lui tandis que lui-même reçoit dans sa cavité la pointe du cône qui lui est postérieur. La structure de ces cônes est identique à celle que nous décrirons plus en détail à propos de la queue. Sous cette couche, et en dedans d'elle, se trouve le muscle articulo-spinalis normal dont

les fibres musculaires se détachent en partie des lames vertébrales, en partie de la face interne des cônes précédents, de sorte, qu'à vrai dire, les deux formations ne peuvent être isolées l'une de l'autre.

Cette structure se poursuit dans tout le dos ; en avant, les tendons en V ne donnent plus naissance à des cônes mais vont former le transverso-spinalis capitis.

Innervation. — La branche de bifurcation interne des nerfs dorsaux pénètre, dès sa naissance, dans la loge aponévrotique du transverso-spinalis et se distribue aux différents muscles qui l'occupent.

Action. — Ce muscle semble être un fléchisseur latéral de la colonne en même temps qu'un extenseur. S'il agit comme rotateur, ce n'est que faiblement car nous avons dit que la rotation était toujours très limitée dans la colonne des autosauriens.

Valeur morphologique. — Ce muscle que, seul, SANDERS a su isoler et a appelé spinalis dorsi, représente la partie la plus interne de la masse musculaire de l'épisome. La segmentation a disparu en ce qui concerne les faisceaux musculaires, mais elle est conservée dans les tendons. La direction de ceux-ci, leur insertion sur l'angle postérieur des apophyses épineuses, leur relation fréquente avec le tendon interne du longissimus, portent à croire qu'ils représentent le segment interne ou juxta-vertébral des myoseptes. Cette opinion est d'autant plus plausible que, dans la partie postérieure du tronc, ces tendons sont habituellement aplatis de dehors en dedans au lieu d'être aplatis de haut en bas. Leur bord superficiel apparaît seul à la surface du muscle ; leurs deux faces (antéro-externe et postéro-interne), reçoivent des fibres musculaires qui proviennent des deux tendons,

précédent et suivant. L'aspect est alors tout à fait celui d'un muscle métamériquement segmenté.

Ainsi constitué, le muscle articulo-spinalis va se conserver avec un type toujours identique chez tous les amniotes. C'est lui qui correspond à ce que l'on appelle habituellement chez ceux-ci transverso-spinalis. Nous préférons le nom d'articulo-spinalis, parce que plus exact au point de vue des attaches osseuses.

La couche superficielle du caméléon semble spéciale à cette famille ; chez le crocodile, nous trouverons une formation analogue mais non semblable. Il est probable que son apparition, qui coïncide avec un énorme développement de tout le système du transverso-spinalis, est en rapport avec le fait que la colonne vertébrale des Chamæleontidæ peut subir une flexion ventrale assez marquée. Nous avons vu qu'au contraire, chez les autres autosauriens, la flexion latérale existait à peu près seule.

M. spino-articularis dorsi.

Des apophyses épineuses aux apophyses articulaires, faisceaux obliques en avant et en dehors.

Lacerta. — Du bord antérieur du sommet de chaque apophyse épineuse naît un petit tendon qui descend obliquement en bas, en avant et un peu en dehors, s'engageant sous le plan des tendons d'insertion de l'articulo-spinalis. Au bout d'un espace, ce tendon disparaît. Il donne naissance à des fibres charnues par sa face interne, par son extrémité et par sa face externe (fig. 9). Les premières vont s'insérer sur la face latérale de l'apophyse épineuse ; les secondes, continuant sa direction, vont à la base des apophyses épineuses et aux apophyses articulaires en dedans de l'articulo-spinalis ; les dernières se jettent dans

la masse de l'articulo-spinalis ou encore se terminent sur la face profonde de ses tendons. Dans l'ensemble, ce muscle constitue donc un système analogue à celui de l'articulo-spinalis mais exactement inverse; en outre, ses faisceaux sont plus courts car chacun d'eux ne s'étend pas sur plus de deux ou trois métamères.

En avant, le muscle devient de plus en plus petit et cesse vers la quatrième dorsale; en arrière, il persiste jusqu'aux vertèbres sacrées.

La description du lézard peut s'appliquer à tous les autosauriens.

L'innervation du muscle est la même que celle de l'articulo-spinalis. Son action est aussi probablement identique, malgré l'obliquité inverse de l'un et de l'autre: extension et flexion latérale de la colonne. Ce n'est que dans le cas où ils agiraient comme rotateurs que les effets des deux muscles seraient opposés.

Valeur morphologique. — Le muscle spino-articularis

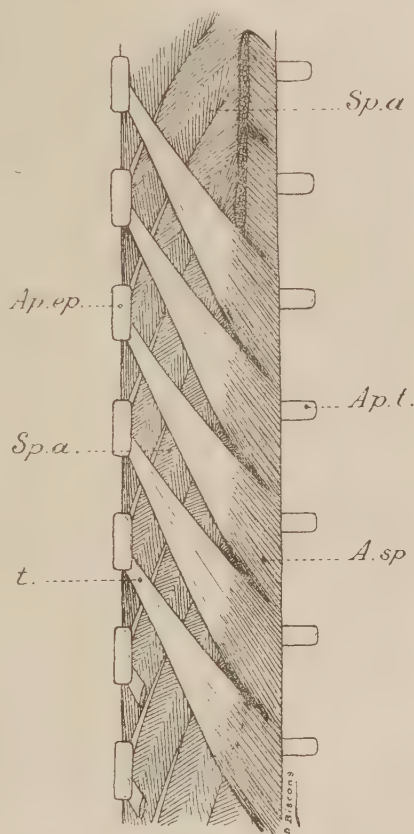


Fig. 9. — Système du transverso-spinalis chez les lacertiliens; demi-schématique.

A. sp., m. articulo-spinalis, avec *t.* son tendon épineux; — *Sp. a.*, m. spino-articularis; — *Ap. ep.*, apophyse épineuse; — *Ap. t.*, apophyse transverse.

Le côté cranial est en haut.

est une différenciation des couches profondes et médiales du tranverso-spinalis, mais nous n'avons pas constaté, chez les urodèles ou les poissons, de faisceaux musculaires lui correspondant nettement. Malgré sa faiblesse, ce muscle est très constant chez les reptiles où nous le retrouverons partout, exception faite des chéloniens chez lesquels la carapace a tellement modifié le système musculaire dorsal. On le retrouve également chez les oiseaux. Son existence a cependant été presque toujours passée sous silence, les gros tendons sus-jacents de l'articulo-spinalis attirant seuls toute l'attention des observateurs.

Mm. interneurales (interspinales, interarticulaires).

Entre deux arcs neuraux (y compris les apophyses épineuses et articulaires) consécutifs.

Sur la face dorsale de chaque arc neural naît une mince couche musculaire qui s'insère sur le bord postérieur de l'arc de la vertèbre située en avant : c'est le muscle interneuralis. En dedans, ce muscle atteint les apophyses épineuses. Lorsque celles-ci sont bien développées (caméléon, pseudope) il se poursuit entre elles formant un muscle interspinalis. De même, en dehors, on peut habituellement isoler les fibres les plus externes comme un muscle interarticularis.

Dans l'ensemble, ce système se montre comme une différenciation de la partie profonde du tranverso-spinalis dont, seuls, les faisceaux interneuraux proprement dits sont nettement séparés. Les faisceaux interépineux sont plus ou moins reliés au muscle spino-articularis ; quant aux faisceaux interarticulaires, ils sont, d'habitude, intimement soudés aux fibres d'origine de l'articulo-spinalis.

L'innervation de ces muscles courts est faite par le nerf dorsal interne. Leur rôle est probablement, comme pour la majorité des muscles courts intervertébraux, celui de ligaments actifs.

§ 2. RÉGION CERVICALE. — Sous ce nom nous désignons les muscles qui se sont différenciés aux dépens de la portion antérieure des trois grands systèmes du tronc. Topographiquement parlant, ils ne sont pas habituellement limités à la région des deux vertèbres cervicales, mais débutent plus loin en arrière dans le thorax. Quel que soit le degré d'indépendance qu'ils acquièrent, il est toujours facile de les rattacher aux muscles du dos.

a) *Système de l'ilio-costalis*. — *M. ilio-costalis cervicis, seu capitis*.

Du troisième myosepte au tubercule latéral de l'atlas et, parfois, à l'exoccipital.

Lacerta. — L'ilio-costalis dorsi se termine par le faisceau qui, naissant du quatrième myosepte, va à C². De la face craniale du troisième myosepte naissent deux faisceaux qui contournent la face latérale du cou et s'insèrent l'un sur l'apophyse latérale de l'atlas, l'autre sur un tubercule de l'exoccipital. Ces deux faisceaux sont, chez *L. ocellata*, partiellement cloisonnés par l'extrémité du deuxième myosepte (fig. 10).

Variations. — La disposition du lézard subsiste chez l'iguane, le pseudope et les geckos. Mais chez le chalcide, le scinque et l'orvet, nous n'avons pas trouvé le faisceau occipital. MIVART ne l'a pas trouvé non plus sur son iguane, ni SANDERS sur le liolepis. Suivant que ce faisceau existe ou non, on peut donc dire qu'il s'agit d'un ilio-costalis

capitis ou d'un ilio-costalis cervicis. Chez le caméléon (fig. 12), ce dernier muscle existait seul, étroit et prolongeant les fibres longues, internes, de l'ilio-costalis dorsi. Mais un petit muscle allant de l'apophyse latérale de l'atlas à l'exoccipital semblait le continuer jusqu'à la tête.

Innervation. — Elle est faite par les branches les plus externes des premiers nerfs dorso-cervicaux.

Action. — Ce muscle est fléchisseur latéral de l'atlas et, le cas échéant, de la tête.

Valeur morphologique. — Ce muscle est la suite très nette de la série ilio-costale du dos. C'est ce qu'ont vu MIVART, SANDERS et HOFFMANN qui, s'inspirant de la nomenclature myologique humaine, l'ont appelé cervicalis ascendens. Il répond à l'ilio-costalis cervicis du Sphenodon. Il n'a pas d'homologue direct chez les urodèles où les faisceaux qui lui correspondent ne se sont pas isolés en un muscle distinct, vu l'absence du cou.

b) *Système du longissimus.* — *M. longissimus capitis superficialis.*

Muscle qui prolonge la partie superficielle du longissimus dorsi jusqu'au bord postérieur de la voûte de la fosse temporale dans ses trois quarts externes.

Lacerta : A partir du sixième myosepte, les faisceaux du longissimus dorsi ne donnent plus que leur tendon interne; cela au niveau des myoseptes 6, 5 et 4. Profondément leurs fibres musculaires naissent des apophyses transverses D^{5,4,3}. Au niveau du troisième myosepte, la partie superficielle du muscle abandonne tout contact avec les vertèbres dont va la séparer le muscle suboccipitalis; elle se porte vers le crâne en s'élargissant progressivement, contournant un peu, par ses faisceaux les plus

externes, la face latérale du cou. Par une très large insertion, elle se termine sur le bord postérieur saillant du pariétal; en dehors, elle atteint le squamosal. En dedans, elle n'est séparée de la ligne médiane que par l'étréit transverso-spinalis capitis. Son bord externe repose sur celui du longissimus profundus et il y a souvent union assez intime entre les deux.

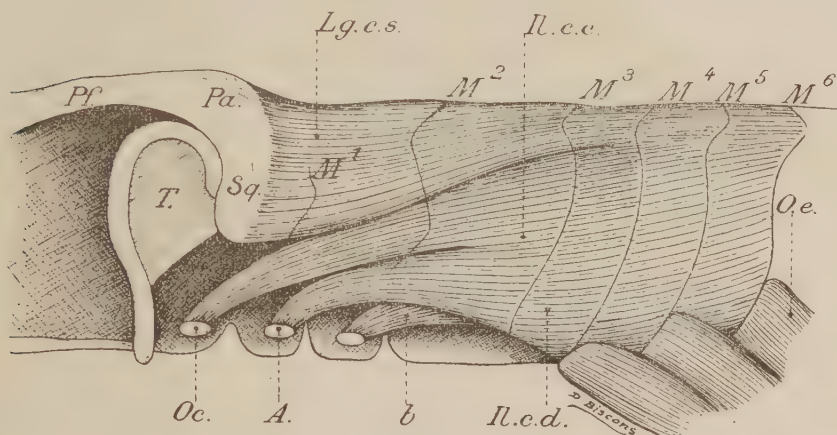


Fig. 10. — Vue latérale de la nuque de *Lacerta ocellata*, $\times 2,8$.

Lg. c. s. m. longissimus capitis superficialis; — *Il. c. c.*, m. ilio-costalis capitis, avec ses deux faisceaux, occipital et alloïdien; — *Il. c. d.*, première case de l'ilio-costalis dorsi qui, passant sous le muscle précédent, va s'attacher (*b*) sur l'axis; — *O. e.*, m. obliquus externus; — *M¹* à *M⁶*, les six premiers myoseptes.
Pf., postfrontal; — *Pa.*, pariétal; — *Sq.*, squamosal; — *T.*, membrane du tympan; — *Oc.*, tubercule de l'occipital; — *A.*, tubercule latéral de l'atlas.

Le corps du muscle est traversé presque totalement par le deuxième myosepte; mais le premier n'entame que son bord latéral sur *L. ocellata*, que son bord médial sur *L. viridis*. A ce point de vue il semble d'ailleurs y avoir des variations individuelles assez nombreuses ce qui s'explique, les deux premiers myoseptes étant visiblement en voie d'atrophie (fig. 10 et 11).

Variations. — Chez les autres autosauriens, ce muscle a toujours la même anatomie, abstraction faite de ce

qu'il peut s'isoler soit plus en arrière, dès le huitième myosepte, soit au contraire seulement au second. Ce n'est que chez le caméléon qu'il présente un type un peu différent. Il fait suite aux faisceaux externes du longissimus dorsi et se porte en avant et en haut, en se rétrécissant et en recouvrant le transverso-spinalis capitis. Il s'insère, assez étroit, sur la base de la crête du pariétal (fig. 12).

Innervation. — Les nerfs du longissimus capitis superficialis sont les branches externes des premiers nerfs dorso-cervicaux qui lui parviennent en contournant le bord latéral du transverso-spinalis cervicis en arrière, du suboccipitalis en avant.

Action. — Il est fléchisseur latéral de la tête ; en outre il est extenseur et cela d'autant plus que son insertion crânienne est plus élevée au-dessus du trou occipital, ce qui dépend de la hauteur des fosses temporales.

Valeur morphologique. — Ce muscle a bien été vu par MECKEL qui l'appelle *complexus*, tout en hésitant pour savoir si ce n'est pas le *splenius*. MIVART le nomme *complexus minor* chez l'iguane mais, chez le caméléon, le réunit au transverso-spinalis capitis en un *complexus major*. SANDERS le nomme *complexus* mais, chez le gecko, confond aussi le transverso-spinalis capitis qu'il n'a pas su en isoler sous cette dénomination. HOFFMANN n'a pas du tout compris ce muscle : chez le caméléon, il le range dans le *capiti-cervicalis superior* ; chez les autosauriens kionocraniens, il appelle *occipito-cervicalis medialis* le *complexus minor* de l'iguane de MIVART, le confondant avec le *transversalis colli* du Liolepis de SANDERS qui est tout autre chose ; d'autre part, il nomme *capiti-cervicalis* le *complexus* de SANDERS et applique le même nom au

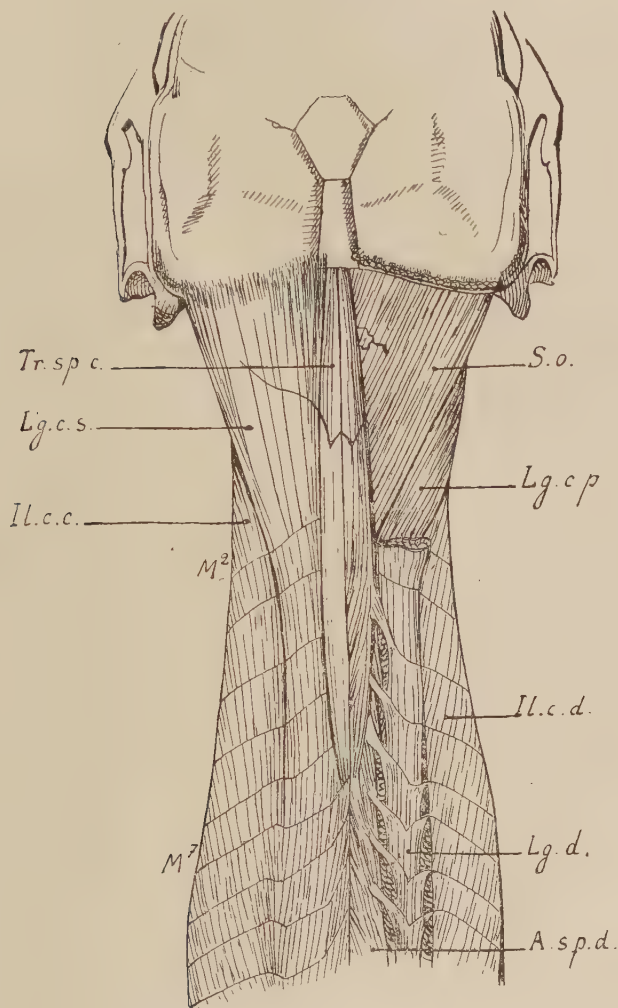


Fig. 11. — Vue dorsale du tronc et de la nuque de *Lacerta viridis*,
 × 3,75.

A gauche, l'aponévrose superficielle est conservée; à droite, elle est enlevée, ainsi que le muscle longissimus capitis superficialis. De plus, de ce côté, les cloisons de séparation des trois muscles du tronc ont été dissociées, afin de mettre en valeur les limites de ces muscles.

Il.c.d., m. ilio-costalis dorsi, se prolongeant au cou par l'ilio-costalis capitis, *Il.c.c.*; — *Lg.d.*, m. longissimus dorsi se prolongeant par les deux muscles longissimus capitis superficialis, *Lg.c.s.*, et profundus, *Lg.c.p.*; — *A.sp.d.*, m. articulo-spinalis dorsi; — *Tr.sp.c.*, m. transverso-spinalis capitis, cloisonné par le premier myosepte; — *S.o.*, m. suboccipitalis, traversé par la branche externe du premier rameau dorsal; — *M²* et *M⁷*, deuxième et septième myoseptes.

complexus major de MIVART qui est un transverso-spinalis capitis.

Il faut reconnaître que les descriptions des auteurs sont souvent difficiles à interpréter par suite des dénominations très différentes qu'ils emploient pour les os du crâne. En tout cas, la dissection montre nettement que le muscle que nous étudions est la suite du longissimus qu'il prolonge jusqu'au bord postérieur de la voûte de la fosse temporale. Par sa situation, il répond assez exactement au splenius des mammifères, mais ce n'est pas un splenius puisque ses origines sont transversaires et non épineuses. Il en a néanmoins l'insertion, la position et l'innervation. Par contre, il est bien certain qu'il n'a rien du grand complexus, puisque ce dernier est une dépendance du système du transverso-spinalis.

M. longissimus capitis profundus.

Muscle qui prolonge la partie profonde du longissimus dorsi jusqu'au bord postérieur du plancher de la fosse temporale, dans sa moitié externe.

Lacerta. — C'est la suite de la partie profonde du longissimus dorsi dont le muscle précédent représentait la suite de la partie superficielle. Il se sépare de ce dernier au niveau du troisième myosepte et se dirige obliquement en avant et en dehors (fig. 11). Chemin faisant, il reçoit des fibres des apophyses transverses D^{2-1} et en abandonne aux apophyses transverses C^{2-1} . Il se termine sur le plancher de la fosse temporale dans sa moitié externe : occipital latéral et surtout squamosal. Dans ce trajet, il est séparé du longissimus superficialis par le muscle suboccipitalis, mais les faisceaux les plus externes du premier, contournant le bord latéral du second, entrent

en contact assez intime avec le longissimus profundus. Dans l'ensemble, longissimus superficialis et longissimus profundus représentent donc une sorte d'U couché dont la concavité, interne, embrasserait le muscle suboccipitalis.

Variations. — Chez le pseudope, l'iguane, le chalcide et le scinque, le muscle est identique à celui du lézard. Chez le caméléon, la disposition est la même mais l'intense compression latérale du cou a pour résultat de rendre ce muscle entièrement superficiel et de l'éloigner notablement du longissimus superficialis (fig. 12). Chez les geckos, la partie profonde du longissimus semble se terminer sur les apophyses transverses des deux vertèbres cervicales. Mais il existe, sous elle, un autre muscle qui naît des apophyses transverses des 6^e et 2^e vertèbres et va à l'angle postéro-externe du crâne : ce dernier muscle semble double chez l'orvet. On doit admettre qu'il y a simplement chez ces autosauriens une individualisation plus grande des fibres crâniennes du muscle. Elles arrivent à former un faisceau indépendant des fibres destinées aux deux vertèbres cervicales. Mais fondamentalement, le type est resté le même.

Innervation. — Elle est celle du longissimus superficialis.

Action. — Le muscle est surtout fléchisseur latéral de la tête.

Valeur morphologique. — Ce muscle est le trachelo-mastoïdien de MECKEL. MIVART l'appelle *complexus minor* chez le caméléon, mais n'en fait que le faisceau externe de ce muscle chez l'iguane. SANDERS a bien vu sa continuité avec le longissimus ; chez le gecko, il le nomme trachelo-mastoïdeus ; chez Liolepis, il décrit deux muscles comme prolongeant jusqu'à la tête les faisceaux profonds

du longissimus : le transversalis colli et le trachelo-mastoïdeus. Cette division est probablement analogue à celle que nous avons constatée chez l'orvet. HOFFMANN, à qui a échappé l'uniformité du muscle ainsi décrit sous différents noms, a encore multiplié les synonymies et l'a appelé tantôt capiti-cervicalis, tantôt occipito-cervicalis medialis, tantôt spinalis colli, tantôt enfin capiti-cervicalis inferior.

La dissection du cou des Autosauri montre cependant très nettement qu'il n'existe là, correspondant à tous ces termes, qu'un seul muscle qui continue jusqu'à la tête les faisceaux profonds du longissimus, et qui conserve dans son trajet les relations que le système présente toujours avec les apophyses transverses. Il est probable que c'est le grand développement du muscle suboccipitalis qui a entraîné la séparation des deux faisceaux superficiel et profond; leur même innervation et leur contiguité, voire parfois leur continuité sur leurs bords externes, est témoin de leur commune origine. L'isolement des fibres les plus antérieures du muscle profond est probablement en relation avec une plus grande mobilité latérale de la tête ou peut-être (cas du gecko) lié à l'élargissement du crâne par rapport au cou?

c) *Système du transverso-spinalis*. — *M. transverso-spinalis capitis*.

Muscle qui prolonge la partie superficielle du transverso-spinalis dorsi, jusqu'au bord postérieur de la voûte de la fosse temporale dans son quart interne.

Lacerta. — Au niveau de la cinquième dorsale, on voit apparaître, sur la face superficielle du transverso-spinalis, un mince faisceau longitudinal, accolé à la ligne des

apophyses épineuses (fig. 11). Suite de quelques fibres de l'articulo-spinalis, il reçoit en outre, en dedans, trois faisceaux des apophyses épineuses $D^{1/2}$, et, en dehors, les deux derniers tendons externes du longissimus. Il se dirige directement en avant, légèrement renflé dans sa partie moyenne, longeant le bord interne du longissimus capitis superficialis, reposant profondément sur le muscle suboccipitalis. Il s'insère sur le bord postérieur du pariétal. Sur *L. viridis* et *muralis* une seule intersection tendineuse, coudée, le traverse dans son tiers antérieur ; sur *L. ocellata*, trois intersections, représentant les parties internes des deuxième, troisième et quatrième myoseptes, le coupent.

Variations. — Chez la plupart des Autosauri, ce muscle garde le même aspect ; il est absolument identique à celui du lézard chez le pseudope et l'orvet, un peu plus large chez les Scincidæ. Par contre, chez les Geckonidæ, il est extrêmement étroit, presque filiforme et très difficile à séparer du longissimus capitis superficialis ; ceci nous explique que SANDERS les ait pris pour un seul muscle sur son *Platydictylus*. Chez l'iguane, les tendons internes, qui naissent sur les apophyses épineuses D^8 à D^2 , forment en s'unissant aux faisceaux venus du longissimus une couche épaisse, musculo-tendineuse, qui recouvre la partie antérieure du transverso-spinalis dorsi. Au niveau de D^2 , cette couche reçoit les faisceaux terminaux superficiels de l'articulo-spinalis et se développe en un large transverso-spinalis capitis qui va au pariétal, comme d'habitude.

Chez le caméléon, comme chez l'iguane, le transverso-spinalis capitis superficialis forme, au-dessus de la partie antérieure de l'articulo-spinalis dorsi, une large couche

qui naît essentiellement des apophyses épineuses en dedans, du longissimus en dehors. Mais, en arrière, cette couche se prolonge tout le long du dos, et c'est elle qui forme cette partie superficielle du transversospinalis du caméléon qui n'a pas d'homologue chez les autres Autosauri. En avant, le muscle, très large, dé-

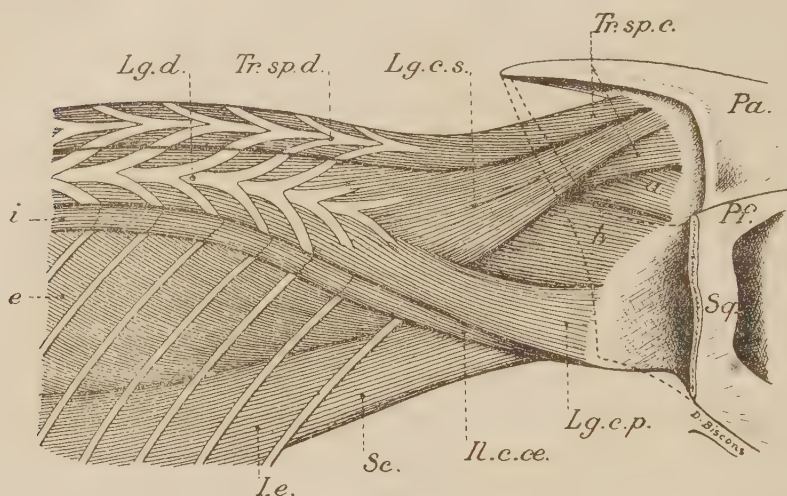


Fig. 12. — Vue latérale de la nuque de *Chamælo vulgaris*, $\times 2,4$.

Lg. d., m. longissimus dorsi ; — *Tr. sp. d.*, couche superficielle du transversospinalis dorsi ; — *Lg. c. s.*, m. longissimus capitis superficialis ; — *Tr. sp. c.*, m. transversospinalis capitis ; — *a* et *b*, les deux faisceaux du m. suboccipitalis ; — *Lg. c. p.*, m. longissimus capitis profundus ; — *i* et *e*, les deux faisceaux du m. ilio-costalis dorsi ; le faisceau interne se prolonge par *Il. c. ce.*, m. ilio-costalis cervicis ; — *Sc.*, m. scalenus ; — *I. e.*, m. intercostalis externus.

Pa., pariétal ; — *Pf.*, postfrontal ; — *Sq.*, squamosal dont une partie, indiquée par un pointillé, a été enlevée.

pourvu d'intersections, va s'insérer sur l'occipital supérieur, sous la base de la crête pariétale. Nous avons déjà dit qu'au lieu de longer son bord externe, le longissimus capitis superficialis croisait sa face superficielle (fig. 12). Sous cette grande masse musculaire, on trouve un petit faisceau qui fait suite aux fibres les plus antérieures de l'articulo-spinalis dorsi et ne s'en isole qu'au niveau de

D¹; longeant la ligne médiane, il va à l'occipital supérieur sous le précédent et présente une intersection tendineuse.

Innervation. — La partie antérieure du transverso-spinalis capitis est innervée par la branche interne du premier nerf dorso-cervical qui lui parvient en passant entre les deux faisceaux du muscle suboccipitalis. En arrière, le muscle est innervé par les branches internes des nerfs suivants qui passent entre le transverso-spinalis cervicis et le longissimus.

Action. — Ce muscle est extenseur de la tête, mais son action doit être faible chez la plupart des espèces, vu son faible volume; ce n'est guère que chez l'iguane et surtout le caméléon qu'il doit avoir un rôle efficace.

Valeur morphologique. — MIVART considère ce muscle comme un complexe major, mais nous avons fait remarquer que, chez le caméléon, il ne l'avait pas séparé du longissimus capitis superficialis. De même SANDERS qui, chez le gecko, décrit l'ensemble comme un complexe. Mais, chez Liolepis, il isole le muscle et en fait simplement la suite de la portion superficielle du transverso-spinalis, sans lui donner de nom. MECKEL l'a bien vu et l'a nommé digastrique cervical. HOFFMANN l'a décrit comme capiti-cervicalis.

Nos dissections montrent bien que ce muscle représente, comme l'avait déjà vu SANDERS, la portion céphalique et superficielle du système du transverso-spinalis. Il fait suite à l'articulo-spinalis, mais il n'en a plus gardé le type puisque, s'il a toujours une origine aux dépens du longissimus, il s'en est adjoint une seconde, aux dépens des apophyses épineuses. Cette seconde origine pourrait faire penser que le muscle dérive du spino-arti-

cularis ; ce n'est pas le cas, car celui-ci est profond et cesse à la partie antérieure du dos. Les attaches épineuses du muscle représentent probablement une nouvelle acquisition, comme c'est le cas pour toute cette couche superficielle qui couvre l'articulo-spinalis du caméléon.

Le muscle que nous venons de décrire se retrouvera avec une constance assez nette chez la plupart des amniotes ; c'est probablement de lui qu'est dérivée la partie antérieure du spinalis capitis des oiseaux, le complexus major des mammifères. Pour ce dernier muscle, la ressemblance est même très grande : mêmes doubles attaches sur les apophyses épineuses et sur les apophyses articulaires ; même innervation en avant par le nerf qui traverse le muscle suboccipitalis, même conservation d'une intersection tendineuse dans le corps charnu. La raison de cette fixité du transverso-spinalis capitis chez les amniotes est probablement que, dès les sauriens, il s'est adapté à son rôle définitif, l'extension de la tête.

M. transverso-spinalis cervicis.

Muscle qui prolonge la partie profonde de l'articulo-spinalis dorsi, jusqu'à l'axis.

Cependant qu'apparaît superficiellement le transverso-spinalis capitis, les faisceaux de l'articulo-spinalis gardent leur disposition et se continuent jusqu'à l'apophyse épineuse de C² en constituant ce que nous appelons transverso-spinalis cervicis. La partie toute antérieure du muscle s'engage sous le muscle suboccipitalis qui le sépare du transverso-spinalis capitis. Chez les espèces où le muscle suboccipitalis étend en arrière son origine, il recouvre le transverso-spinalis cervicis sur une longueur d'autant plus grande.

L'innervation du muscle est identique à celle du transverso-spinalis dorsi, son *action* est la même.

Valeur morphologique. — Il est évident que ce muscle représente la partie antérieure profonde du transverso-spinalis dorsi, dont le transverso-spinalis capitis représentait la partie antérieure superficielle. C'est le muscle suboccipitalis, qui, comme il l'avait fait pour le longissimus, permet de séparer les deux couches. C'est tout juste si on a le droit d'isoler ce muscle, vu sa continuité parfaite avec l'articulo-spinalis du dos. Aussi SANDERS, qui l'a vu, ne lui a pas donné de nom; MIVART, chez l'iguane, où il est volumineux, l'a appelé spinalis colli.

M. suboccipitalis.

Des apophyses épineuses C² et C⁴ au bord postérieur du plancher de la fosse temporale.

Lacerta. — Ce muscle prend une large origine sur la face latérale de la grande apophyse épineuse de la deuxième cervicale; plus en avant, ses faisceaux naissent du petit tubercule dorsal de l'atlas. Oblique en dehors et cranialement, il s'insère sur le bord postérieur du plancher de la fosse temporale, donc sur l'occipital latéral. La branche interne du premier nerf cervical, destinée au transverso-spinalis capitis, le traverse entre ses faisceaux atloïdien et axoïdien, mais il n'existe aucune autre séparation nette entre ces deux faisceaux (fig. 11).

Variations. — Chez les autres Autosauri, les principales variations du muscle consistent, soit en l'extension de son origine épineuse, soit en une plus grande séparation de ses deux faisceaux. Chez l'orvet, l'iguane, le liolepis, le caméléon, le muscle naît toujours de C¹ et C², mais, surtout chez le dernier (fig. 12) les deux faisceaux

s'isolent totalement l'un de l'autre. Chez les geckos, le faisceau postérieur prend une insertion supplémentaire à la première dorsale ; même à la seconde chez l'exemplaire de SANDERS ; de même chez le pseudope. Le maximum de développement nous a paru être réalisé chez les Scincidæ où le faisceau antérieur naissait de $C^{1/2}$ et le faisceau postérieur, séparé du précédent par le premier nerf dorsal interne, de $D^{1/3}$.

Innervation. — Le muscle est essentiellement innervé par le nerf qui le traverse. Quand, comme chez les Gekonidæ et les Scincidæ, il s'étend loin en arrière, sa partie postérieure partage l'innervation du transverso-spinalis.

Action. — C'est surtout un fléchisseur latéral de la tête, son insertion basse sur le crâne l'empêchant d'agir beaucoup comme extenseur.

Valeur morphologique. — La situation et l'innervation de ce muscle l'indiquent comme appartenant au système du transverso-spinalis. Même il n'est pas rare, surtout chez les Geckonidæ, de voir quelques-uns des faisceaux les plus antérieurs de l'articulo-spinalis se continuer dans les dernières fibres du muscle. D'après sa direction, on serait tenté de le rattacher au système du spino-articularis. Cependant il faut noter : 1° que ce muscle spino-articularis cesse d'habitude avant la première dorsale, c'est-à-dire avant que ne commence le muscle que nous étudions ; 2° qu'il est situé sous l'articulo-spinalis. Or, nous avons vu précédemment que le transverso-spinalis cervicis, suite de l'articulo-spinalis, s'engage au-dessous du suboccipitalis ; ceci semble exclure la possibilité de faire dériver ce dernier muscle du spino-articularis.

Pour nous, la direction du suboccipitalis n'est pas du

tout une preuve qu'il appartienne à un système différent du transverso-spinalis, mais il ne se rattache à aucune des couches bien définies que possède ce système dans le dos. Il apparaît comme une entité nouvelle, très caractéristique et en rapport avec la présence de la tête. Les chapitres suivants montreront qu'il se conserve à peu près identique à lui-même chez presque tous les reptiles et les oiseaux. Ce n'est que chez les mammifères qu'il se scindera en muscles spéciaux. Toujours, il gardera deux caractères très nets : sa large origine sur C² (c'est lui qui est la cause du grand développement de l'apophyse épineuse de l'axis des amniotes) et sa perforation par la branche interne du premier nerf dorso-cervical.

MIVART, SANDERS, HOFFMANN, ont appelé ce muscle *rectus capitis posticus major*. MECKEL en fait à la fois un grand et un petit droit postérieur, CHAPPUIS, un *spinalis capitis*. Ces homologues ne sont pas exactes, car le muscle suboccipitalis correspond à l'ensemble des muscles sous-occipitaux des mammifères et pas seulement à l'un des droits postérieurs ou même aux deux.

§ 3. RÉGION CAUDALE. — Chez la plupart des autosauriens, on observe la disparition progressive du prolongement caudal des trois muscles du dos et l'apparition d'un nouveau système, propre à la queue, que caractérise sa disposition en cônes creux mutuellement emboîtés, le muscle *dorsalis caudæ* (fig. 13).

Lacerta. — a) Terminaison des trois systèmes du dos. Le *transverso-spinalis caudæ* est la suite directe du transverso-spinalis dorsi. Il devient de plus en plus petit et s'engage sous le muscle *dorsalis caudæ* ; il se termine sur la 15^e vertèbre caudale. Le *longissimus caudæ*, déjà

très restreint au niveau du bassin, diminue encore et, vers la cinquième caudale, se soude à l'ilio-costalis. *L'ilio-costalis caudæ* naît, en avant, du myosepte fixé à l'ilion. Dépourvu d'intersection, il se dirige en arrière, dans la gouttière comprise entre les apophyses transverses et les apophyses costales ; il se soude au longissimus et, glissant sous le muscle dorsalis, se termine en pointe sur la 20^e vertèbre caudale.

b) *M. dorsalis caudæ*. — Ce muscle naît par deux faisceaux ; l'externe se détache de l'ilion, au voisinage du septum horizontal, l'interne de la troisième apophyse épineuse caudale. Tous deux se portent en arrière en s'élargissant et se rejoignent au niveau de la quatrième caudale, formant une couche superficielle qui recouvre tout l'épisme et sous laquelle s'engage la fin des trois muscles du dos. Les deux faisceaux, désormais accolés, poursuivent leur trajet, présentant chacun une intersection tendineuse par vertèbre. Le faisceau externe est logé dans la gouttière entre les apophyses transverses et les apophyses articulaires, le faisceau interne dans celle entre les apophyses articulaires et les épineuses ; un mince septum longitudinal intermédiaire les sépare l'un de l'autre. En dehors, un épais septum horizontal sépare de l'hyposome le faisceau externe ; en dedans, un épais septum dorsal sépare les deux moitiés, droite et gauche, de l'épisme. Une dense aponévrose recouvre le tout : elle adhère aux septa longitudinaux ; elle adhère aussi fortement aux intersections tendineuses et, en ce point, au derme cutané.

A partir de la septième caudale, les intersections de chaque faisceau prennent une forme de V, à pointe antérieure. Dès ce moment, chaque segment musculaire

compris entre deux intersections successives possède la forme conique caractéristique du muscle dorsalis caudæ, et cette structure se poursuit jusqu'à l'extrémité de l'organe. Il y a, dans chaque faisceau, un cône par vertèbre ; chacun d'eux a une longueur d'une vertèbre et demie. Son sommet, charnu, est antérieur et s'enfonce dans la base du cône qui le précède, sa base, tendineuse, large-

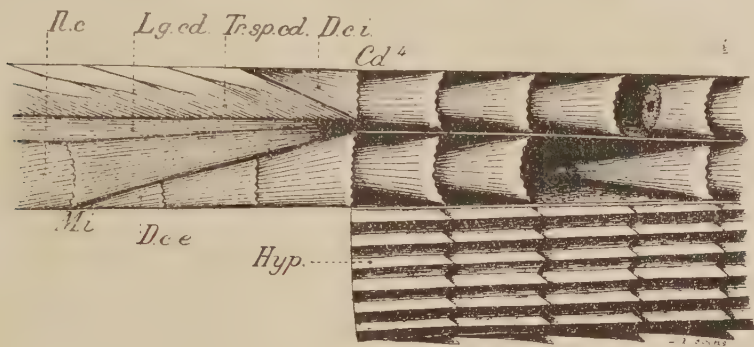


Fig. 13. — Vue latérale de la base de la queue de *Lacerta ocellata*, $\times 3$.

Il. c., m. ilio-costalis ; — *Lg. cd.*, m. longissimus caudæ ; — *Tr. sp. cd.*, m. transverso-spinalis caudæ ; — *D. c. i.*, faisceau interne et *D. c. e.*, faisceau externe du m. dorsalis caudæ ; — *M. i.*, myosepte correspondant à l'ilion ; — *Cd.*, myosepte correspondant à la 4^e caudale ; en arrière de lui commence le système conique ; — *Hyp.*, moitié hyposomatique de la queue, non disséquée.

Le 4^e cône de la rangée médiale a été coupé et le 3^e de la rangée latérale a été enlevé.

ment ouverte et postérieure, reçoit le sommet du cône qui le suit. Sur toute sa surface extérieure, le cône est entouré d'un mince fascia. Au niveau du sommet, ce fascia se condense en un prolongement tendineux qui adhère au fond du cône dans lequel il est invaginé. Cette adhérence est très facile à détruire ; elle doit avoir cependant une certaine résistance, car on ne pourrait sans elle, s'expliquer les mouvements de la queue. La base du cône est formée par une lame tendineuse, à peu près annulaire, puisque cette base est creusc. Cette lame

reçoit, par son bord antérieur, l'insertion des fibres musculaires. Du côté superficiel, l'insertion se fait suivant une ligne coudée en V, d'où résulte l'aspect caractéristique des intersections tendineuses de la queue. Par son bord postérieur ou caudal, cette lame se fixe sur la gaine qui entoure le faisceau : superficiellement, elle s'attache sur l'aponévrose de recouvrement et le derme cutané au niveau du bord caudal de chaque rangée d'écailles ; à droite et à gauche, elle s'attache sur les septa qui séparent le faisceau des faisceaux voisins : septa horizontal et intermédiaire pour le faisceau externe ; septa dorsal et intermédiaire pour le faisceau interne. Profondément, la lame adhère à la gouttière osseuse dans laquelle elle repose et aux apophyses qui la limitent : articulaire et transverse pour les cônes externes, articulaire et épineuse pour les internes.

Variations. — Chez la plupart des Autosauri, les muscles caudaux se comportent d'une façon analogue, quoique non identique, à celle du lézard ; l'orvet est presque pareil à ce dernier. Chez les geckos, le longissimus et le transverso-spinalis s'arrêtent très vite dans la queue, dès la sixième caudale ; l'ilio-costalis ne dépasse pas l'ilion. Les cônes sont très courts, à peine invaginés l'un dans l'autre, à peine tendineux. Chez le scinque, au contraire, les cônes, très longs, ont une longueur de trois vertèbres. Chez les gongyles, il y a, dans chaque moitié de l'épisme, non plus deux, mais quatre rangées de cônes. Cette duplicité mise à part, les faisceaux ne s'écartent pas du type général.

Le pseudope possède trois séries de cônes dans chaque épisme. La série externe ou juxta-transversaire et l'interne ou juxta-épineuse, représentent les deux séries

habituelles, à pointes antérieures. La série moyenne fait suite au longissimus. Celui-ci, en passant dans la queue, prend progressivement la structure conique et ses deux tendons formeront l'intersection en V que présente, superficiellement, la base de chaque cône. Cette série moyenne diffère de celles que nous avons vues jusqu'ici, en ce que le sommet des cônes est postérieur, leur base antérieure : elle repose sur les saillies des apophyses articulaires.

Chez certains autosauriens, le muscle dorsalis caudæ fait défaut et les trois muscles du dos se prolongent jusqu'à l'extrémité de la queue. C'était le cas chez l'iguane que nous avons étudié, où l'ilio-costalis, interrompu par l'ilion, reprenait derrière cet os. Cependant MIVART qui a étudié, comme nous, un *I. tuberculata*, décrit deux séries de cônes s'étendant sur presque toute la queue, comme chez le lézard. Il y aurait donc des variations individuelles considérables.

Chez l'uromastix, l'ilio-costalis, très gros, coupé de myoseptes transversaux, et fixé, profondément, sur les apophyses transverses, va jusqu'à l'extrémité de la queue. De même pour les deux autres muscles qui sont moins volumineux que le précédent et tendent à se souder l'un à l'autre vers la fin de l'organe. Chez le caméléon, le transverso-spinalis et le longissimus existent seuls dans l'épisome caudal avec la même structure qu'au dos; sous eux, on trouve toujours les muscles courts intervertébraux.

Innervation. — Le muscle dorsalis caudæ est innervé par la branche dorsale des muscles caudaux qui envoie un filet à chaque cône.

Action. — Les faisceaux qui prolongent les muscles du

dos agissent suivant le même mode que ces muscles eux-mêmes. Pour nous, ce sont les moteurs essentiels de l'appareil caudal. De concert avec les muscles hypsomatiques, ilio-ischio-caudaux et cruro-caudaux, ils impriment à la racine de l'organe de puissants mouvements de latéralité, dont le but nous paraît être surtout un rôle d'équilibration. L'impulsion ainsi transmise à la base de la queue serait continuée, tout le long de l'organe, par la mise en jeu des faisceaux coniques ; l'action de ceux-ci, limitée aux mouvements des vertèbres caudales les unes sur les autres, serait donc beaucoup plus restreinte.

Le mécanisme de la contraction de ces faisceaux mérite d'être précisé. Il semble que, dans celle-ci, le point fixe soit le sommet du cône, inséré, comme nous l'avons vu, dans le fond du cône précédent. La contraction du faisceau entraîne son raccourcissement, d'où traction agissant simultanément sur le squelette, les septa longitudinaux et la peau par l'intermédiaire de l'anneau tendineux qui forme la base du cône. Il y a, habituellement, deux cônes dans chaque moitié de l'épisome et deux dans chaque de l'hyposome. La contraction des quatre cônes droits ou des quatre gauches entraînera donc la flexion latérale de la queue. *A priori*, il semblerait que la contraction des quatre cônes de l'épisome ou des quatre de l'hyposome entraînât la flexion dorsale ou ventrale. Mais l'observation montre que ce mouvement est rare et faible dans la queue des autosauriens ; il faut en chercher la cause probable dans la disposition des surfaces articulaires.

Valeur morphologique. — Chaque faisceau conique doit être regardé comme un segment de myomère, l'en-

semble des huit cônes visibles sur une coupe transversale (de lézard) représentant la totalité du myomère. On peut admettre que les myoseptes sont représentés par le fascia d'enveloppe du cône musculaire, et, en arrière, par la base tendineuse de chaque cône. Ils seraient donc extrêmement minces dans presque tout leur trajet, ne s'épaississant que tout à fait en avant pour former le petit tendon apical, et en arrière pour former l'épais anneau tendineux de la base.

Cette disposition métamérique est-elle une disposition primitive? C'est ce que croient la plupart des auteurs et en particulier GADOW (69). On se base, pour dire cela, sur l'affirmation universellement répétée que les muscles des poissons sont faits de cônes emboîtés les uns dans les autres. Or nous avons vu, à propos de ces derniers, que cette interprétation ne s'appliquait pas : il y a bien chevauchement des divers myomères, mais pas pénétration. En réalité, la structure de la queue des autosauriens est aussi différente de celle de l'épisome des poissons et des urodèles que l'est la disposition de leurs muscles dorsaux. La seule ressemblance, c'est qu'il y a conservation de la métamérie musculaire. Ceci mis à part, la forme des myomères est tout autre. Lorsque GADOW prétend que la série conique externe continue l'ilio-costalis, la série interne continuant le longissimus et les interépineux, il avance une chose que nous ne pouvons admettre. Nous avons fait remarquer en effet que les deux faisceaux coniques étaient, dès leur origine, indépendants des trois grands systèmes du dos qui se continuaient sous eux, sans qu'il y ait fusion. Ce n'est que chez le pseudope que nous avons vu le longissimus se poursuivre dans le dorsalis caudæ, mais il y formait

un faisceau supplémentaire, différent des deux typiques.

Nous nous croyons donc autorisés à considérer le système du muscle dorsalis caudæ comme une formation particulière qui, loin d'être primitive, représente une différenciation très caractéristique des myomères caudaux¹. Il ne peut être rattaché aux systèmes des muscles du tronc ou du cou chez lesquels, en raison des conditions physiologiques toutes différentes, l'évolution des myomères s'est, d'emblée, faite dans un autre sens. Ajoutons que ce muscle est à peu près propre aux autosauriens (et au *Sphenodon*). Abstraction faite d'*Amphiuma*, parmi les urodèles, ce n'est que dans quelques muscles de la queue des crocodiliens que nous trouverons une disposition analogue, mais non identique.

Lorsque la queue se brise, dans le phénomène réflexe d'autotomie si connu chez le lézard et l'orvet, la ligne de rupture passe toujours entre deux cônes, arrachant le tendon apical et sectionnant l'aponévrose d'enveloppe juste en arrière d'un myosepte. On sait qu'au niveau de la peau elle passe entre deux rangées consécutives d'écailles et que, profondément, elle traverse les vertèbres.

La raison pour laquelle le dorsalis caudæ fait défaut chez certains autosauriens nous paraît devoir être expliquée par ce que nous avons dit de sa fonction. Si son rôle est de propager jusqu'à l'extrémité de la queue les mouvements de latéralité qui prennent naissance à la base de l'organe sous l'influence des muscles dorso-caudaux, et

1. Une différenciation absolument identique se produit dans l'hyposome de la queue des autosauriens, et le nombre de cônes de celui-ci est toujours le même que pour l'épisome. C'est ainsi qu'il y en a deux dans chaque moitié de l'hyposome du lézard, quatre chez le gongyle.

cela pour un but d'équilibration facile à concevoir, on comprend qu'il fasse défaut chez le caméléon et l'uromastix. Chez le premier, la queue, extrêmement préhensible, effectue surtout des mouvements de flexion ventrale. Chez le second, les mouvements sont bien de flexion latérale, mais ils sont très puissants et sont utilisés surtout pour défendre l'animal. Les conditions sont donc autres qu'elles n'étaient chez les autres autosauriens. Nous ne nous prononçons pas pour l'iguane, vu l'incertitude où nous sommes de sa disposition réelle.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

Comme nous l'avons fait remarquer avant de commencer l'étude des reptiles, les conditions auxquelles sont soumis les muscles de l'épisome se présentent, chez les Autosauri, comme toutes différentes de celles des urodèles ou des poissons. La présence habituelle des quatre membres, jointe à la vie terrestre, fait que les muscles dorsaux ne jouent plus dans la locomotion le rôle exclusif qu'ils avaient chez les anamniotes. Aussi sont-ils bien moins développés que les muscles de l'hyposome : nous avons vu que les apophyses transverses, qui les limitent profondément, naissent de la base des arcs neuraux. RABL a fait remarquer qu'il y a là une grande différence d'avec les poissons où ces apophyses naissent du corps vertébral, voire même des arcs inférieurs. Il en résulte que l'épisome sera toujours beaucoup moins épais. De plus, en dehors, il n'atteint généralement pas le bord latéral de l'animal. Cependant les mouvements essentiels du tronc sont toujours les mouvements latéraux. D'où la conservation d'un episome qui, pour réduit qu'il soit, n'en est pas moins volumineux si on le compare à celui

des oiseaux ou des mammifères. Ses dimensions varient suivant les mœurs de l'animal. Il devient très fort et très large chez les autosauriens à membres atrophiés et qui rampent, comme l'orvet, le scinque ou le pseudope. Au contraire, il se réduit chez le caméléon à membres dressés et où le corps reste relativement rigide pendant la progression.

Nous avons indiqué précédemment (p. 86) comment on assistait, chez les reptiles, à une segmentation longitudinale des muscles de l'épisome cependant que la segmentation métamérique tendait à disparaître. Ainsi se forment trois grands systèmes : celui de l'ilio-costalis, celui du longissimus et celui du transverso-spinalis. C'est dans le tronc qu'ils se présentent avec l'aspect le plus schématique. L'ilio-costalis garde, en général, un type très semblable à celui des faisceaux homologues des anamniotes. Il comprend des cases strictement métamériques où la grande majorité des fibres sont intermyoseptales, les plus profondes seules étant intercostales. Mais deux principales modifications peuvent apparaître en lui. C'est d'abord la disparition progressive des myoseptes, dont nous avons pu suivre plusieurs stades chez les Scincidæ et les Anguidæ (fig. 7). Il est évident que cette disparition est liée à la perte des membres et au passage à une locomotion par ondulations horizontales du tronc. Il peut, *à priori*, sembler bizarre que ce retour à une locomotion, sinon primitive, du moins voisine, entraîne la disparition de la métamérie alors que justement cette dernière était si développée chez les anamniotes, où un mode de progression à peu près analogue est le mode normal. Cette anomalie n'est qu'apparente. Lorsque l'autosaurien perd ses membres et se met à

ramper sur le sol, sa musculature ne peut pas reprendre le type de l'urodèle ou du poisson. En effet, sa structure, sa colonne vertébrale, ses écailles, bref, toute son organisation, sont celles d'un reptile et il lui faut adapter sa nouvelle locomotion à sa conformation actuelle. Ce n'est donc pas vers le type urodèle qu'il évoluera, mais vers le type ophidien ; aussi, chez le chalcides, l'ilio-costalis présente-t-il un aspect extérieur qui est très ressemblant à celui des serpents. Il est probable que, chez ces sauriens, la mobilité des côtes joue un rôle considérable dans la progression, ce qui explique cette convergence évolutive du muscle.

Une autre modification de ce système est celle du caméléon, où la partie supracostale du muscle est très réduite, limitée à un étroit faisceau courant sur les tubérosités des côtes ; seule la partie intercostale a gardé son extension primitive en dehors, mais elle est très mince. Or le caméléon a un corps dressé sur quatre membres bien développés et les mouvements de flexion latérale ne jouent qu'un rôle très restreint dans sa locomotion. Si l'on rapproche ce fait des précédents, on arrive à la conclusion que le muscle ilio-costalis du tronc est l'agent par excellence de la flexion latérale et celui des muscles de l'épissime auquel, dans la locomotion, revient la part principale.

Le système du longissimus est fait de faisceaux métamériques, très obliques en avant et en haut ; seule la partie superficielle des myoseptes s'est conservée et elle sert de tendon aux faisceaux musculaires. Dans l'ensemble des Autosauri, ce muscle présente une uniformité remarquable.

Le système du transverso-spinalis est composé de trois

séries de faisceaux chez lesquels la métamérie est plus difficile à retrouver. Il comprend : 1° une couche superficielle oblique en avant et en dehors dont les tendons d'insertion, un par vertèbre, représentent probablement la partie interne des myoseptes ; 2° une couche moyenne oblique en sens opposé ; passée sous silence par les auteurs, cette couche est cependant constante chez les Sauropsidés ; 3° une couche de muscles courts intervertébraux. Tout ce système, à peu près identique dans les différentes familles, semble adapté à des mouvements de peu d'amplitude des vertèbres les unes sur les autres et jouer un rôle de consolidation.

C'est surtout l'entrecroisement des fibres des deux couches superficielle et moyenne, alors que les attaches osseuses sont les mêmes, qui nous paraît devoir assurer à la colonne une solidité parfaite. On conçoit en effet que la contraction simultanée des unes et des autres s'oppose, d'une façon absolue, à tout déplacement vertébral, et l'on ne peut s'empêcher de comparer cette disposition à l'attache en amarre par laquelle un bateau se fixe au rivage. Au point de vue anatomique, il n'y a pas que dans les muscles spinaux que se trouve cet entrecroisement ; on le voit apparaître aussi dans la musculature ventrale, lorsque celle-ci produit soit les deux intercostaux, soit les deux obliques de l'abdomen.

Au niveau du cou, les trois systèmes se prolongent, mais en changeant de forme. L'ilio-costalis se réduit, en même temps que se raccourcissent les côtes ; il se termine sur l'atlas ou la tête. Les deux autres systèmes perdent tout cloisonnement métamérique et il est probable que cette modification est en rapport avec l'apparition dans le cou des mouvements dorso-ventraux. La

différenciation la plus caractéristique se produit au niveau de l'extrémité du transverso-spinalis dont la partie profonde forme le muscle suboccipitalis, très caractéristique de tous les amniotes. L'examen seul du squelette indique l'existence au niveau des six ou huit premières vertèbres, de muscles adaptés aux mouvements de la tête : les apophyses épineuses croissent progressivement, sont en rétroversion plus accentuée, et il existe parfois une ébauche de courbure cervicale.

Au niveau de la queue, nous avons vu qu'il était possible, chez certains autosauriens, de retrouver les trois muscles du dos sur toute la longueur de cet appendice. Mais, habituellement, ces muscles cessent très vite pour faire place à un système particulier, que caractérise la présence de faisceaux coniques creux, métamériquement disposés. Le même système existe dans l'hyposome. Le nombre de cônes par métamère est variable suivant les espèces, mais il est toujours le même dans l'épisome et dans l'hyposome. Comme, d'autre part, nous avons vu que l'apophyse transverse des vertèbres caudales était située au milieu des corps vertébraux, il s'ensuit que les deux moitiés, dorsale et ventrale, de la queue présentent une remarquable symétrie musculaire.

Ce système conique est à peu près propre à la queue des autosauriens ; on le retrouve cependant dans le longissimus dorsi du caméléon, dans quelques muscles du crocodile et chez *Amphiuma*. Nous avons fait ressortir précédemment que ce n'était pas une disposition primitive, mais le résultat d'une différenciation effectuée dans un sens très spécialisé. Le but de cette différenciation nous échappe : il y a évidemment là un rapport avec la vie terrestre, avec l'usage que font beaucoup de lacerti-

liens de leur queue comme organe d'équilibration, sorte de balancier destiné à compenser les inflexions du corps. Mais en quoi la structure conique des muscles favorise-t-elle mieux cette queue que le type ordinaire du dos et du cou? Nous ne le voyons pas.

ARTICLE III. — OPHIDIA

Les muscles de l'épisme des serpents gardent le type général des autosauriens mais avec de grosses modifications que nous faisait déjà prévoir l'étude des autosauriens à membres réduits ou absents. Un des caractères les plus frappants de ces muscles, c'est leur homogénéité tout le long de la colonne. La région caudale, malgré l'absence des côtes, est presque identique à la dorsale. D'autre part, en avant, c'est à peine si la présence de la tête entraîne quelques changements dans la structure des muscles.

I. — ÉTUDE DU SQUELETTE

La colonne vertébrale des Ophidia est composée de très nombreuses pièces que l'on s'accorde généralement à répartir en trois groupes correspondants aux vertèbres cervicales, dorsales et caudales.

Vertèbres dorsales. — De beaucoup les plus nombreuses, elles sont caractérisées par la présence de côtes et s'étendent sur toute la longueur du tronc jusqu'au bassin; il n'y a pas de région lombaire chez les serpents.

Le corps vertébral est un peu plus long que large. Chez les espèces arboricoles cette disposition s'exagère et la longueur peut atteindre le double de la largeur. Ce corps est procœle : la cavité articulaire regarde en avant et un

peu en bas, le condyle en arrière et un peu en haut. L'un et l'autre correspondent à peu près à un tiers de sphère. L'arc neural est surmonté d'une apophyse épineuse longue et aplatie, mais basse, dont le bord dorsal proémine à chaque extrémité. En arrière, l'arc se prolonge de chaque côté par une forte saillie qui vient recouvrir le bord antérieur de l'arc suivant : c'est le processus aliforme (DE ROCHEBRUNE).

Au niveau de son extrémité craniale, la face latérale de chaque vertèbre présente trois saillies superposées de haut en bas. La saillie inférieure, peu développée, est oblique en bas et en dehors. CUVIER l'appelle apophyse transverse ; nous préférons l'appeler, avec DE ROCHEBRUNE, apophyse transverse inférieure ; elle a peut-être la valeur d'une parapophyse de BAUR. Encore plus réduite, la saillie moyenne forme un petit tubercule sur lequel s'articule la tête de la côte ; c'est le tubercule costal, l'apophyse transverse de MECKEL. C'est probablement la diapophyse de BAUR. La saillie supérieure se détache du point où la face latérale du corps se continue avec la base de l'arc neural ; volumineuse, elle se dirige à peu près horizontalement en avant et en dehors, surmontant le col de la côte sous-jacente. Sa face inférieure donne attache à un ligament qui l'unit à ce col. Sa face supérieure donne insertion par sa moitié distale aux faisceaux du longissimus. Sa moitié proximale supporte la facette articulaire qui constitue l'apophyse articulaire antérieure. Se basant sur cette disposition, CUVIER, puis OWEN et HOFFMANN ont considéré toute cette saillie supérieure comme étant l'apophyse articulaire antérieure. D'ALTON l'a appelée apophyse oblique externe, DE ROCHEBRUNE apophyse transverse supérieure, HASSE apophyse mamil-

laire. Pour nous, seule la partie basale de cette saillie, celle qui supporte la facette articulaire, correspond à la zygapophyse antérieure. Toute la partie distale est une vraie apophyse transverse, une épapophyse : sa situation au-dessus du col de la côte, ses relations avec le muscle longissimus en sont la preuve. Nous avons d'ailleurs fait remarquer, à propos des autosauriens, que, chez les amniotes et au dos, la zygapophyse antérieure est typiquement située sur la base de l'apophyse transverse.

Les zygapophyses postérieures sont représentées par deux facettes situées chacune sous l'extrémité du processus aliforme correspondant. Le plan de l'articulation réalisé, de chaque côté, par la superposition d'une zygapophyse antérieure à une postérieure est légèrement oblique en haut, en dehors et en arrière.

La base de deux arcs neuraux consécutifs est reliée par une articulation supplémentaire, qui n'existe que chez les ophiidiens et certains autosauriens. Du côté cranial on trouve : 1° une saillie située au point d'union des deux lames de l'arc neural; c'est le zygosphène d'OWEN, le tenon de CUVIER; 2° de chaque côté du tenon, une facette articulaire légèrement oblique en haut et en dehors : c'est l'apophyse articulaire antéro-interne de CUVIER. OWEN la nomme anapophyse, mais ce nom est à rejeter car cette formation est tout autre chose que la saillie d'insertion musculaire appelée anapophyse aux lombes des mammifères. Correspondant à tout ce système on trouve du côté caudal de chaque vertèbre : 1° une cavité qui reçoit le tenon; c'est la mortaise de CUVIER, le zygantra d'OWEN; 2° une paire de facettes articulaires latérales : apophyses articulaires postéro-internes de CUVIER.

DE ROCHEBRUNE a subdivisé les vertèbres dorsales en

thoraciques et pelviennes ; il justifie cette manière d'agir par des différences dans la longueur des apophyses, surtout dans celles de la crête ventrale ; ces raisons ne nous paraissent pas péremptoires.

Côtes. — En nombre égal à celui des vertèbres dorsales, les côtes forment autant de baguettes osseuses logées dans la paroi latérale du corps. Leur extrémité dorsale s'articule avec le tubercule costal par une facette en forme de selle qui facilite surtout les mouvements d'avant en arrière. Leur extrémité ventrale se termine par un court prolongement cartilagineux qui se perd dans l'aponévrose de la paroi latéro-ventrale du corps.

Vertèbres cervicales. — Elles ne sont que deux, l'atlas et l'axis. Exceptionnellement, la 3^e vertèbre peut être démunie de côtes : par contre, chez quelques espèces, l'axis porterait une côte soudée à son apophyse transverse (WIEDERSHEIM).

Vertèbres caudales. — Elles ont, en gros, le même aspect que les vertèbres thoraciques. Mais on peut constater que : 1^o l'apophyse transverse vraie est un peu moins longue ; 2^o la côte faisant défaut, le tubercule costal s'allonge à sa place en une forte saillie, l'apophyse costale ; 3^o l'apophyse transverse inférieure est bien développée. Chez les espèces aquatiques dont la queue est aplatie latéralement (Platurus), les vertèbres sont également aplaties et les apophyses transverses sont extrêmement réduites.

DE ROCHEBRUNE a cru devoir diviser les vertèbres caudales en sacrées et coccygiennes. Cette division nous paraît superflue.

L'ensemble de la colonne vertébrale des serpents constitue une tige d'une flexibilité extrême mais dont la soli-

dité est néanmoins assurée par les six articulations (articulation des corps entre eux, articulation du tenon-mortaise, articulation paire des facettes latérales au tenon, articulation paire des zygapophysys normales) qui unissent les vertèbres les unes aux autres. Les mouvements de flexion latérale sont prédominants et très accusés ; la flexion ventrale et la flexion dorsale sont également possibles mais moins étendues, car les surfaces du tenon et de la mortaise et des deux facettes latérales à elles empêchent ce mouvement d'atteindre une trop grande amplitude. Les mouvements de rotation sont généralement niés et VIRCHOW (80, p. 79), se basant sur l'étude des surfaces articulaires, les refuse complètement aux serpents. L'examen longtemps prolongé de plusieurs *Tropidonotus viperinus* vivants nous permet d'affirmer que la rotation est possible chez eux, quoique très légère et très peu marquée.

II. — ÉTUDE DES MUSCLES

Alors que, chez la plupart des vertébrés, la musculature de l'hyposome a été beaucoup plus étudiée que celle de l'épisome, c'est le contraire chez les serpents. Cela tient à ce que, chez ces reptiles, la première est très compliquée et prend de nombreuses attaches au derme ce qui en rend la dissection très pénible. Au contraire, les muscles de l'épisome sont bien développés et faciles à mettre en évidence, séparés qu'ils sont du derme par une épaisse aponévrose.

La première étude détaillée de ces muscles est celle d'HÜBNER sur le boa. Puis est venue la description de CUVIER, très nette et très précise, basée surtout sur le *Tropidonotus natrix*. Celle de MECKEL, plus riche de faits,

s'appuie sur de nombreuses espèces. DUMÉRIL et BIBRON n'insistent guère sur ces muscles. La monographie la plus étendue est celle de d'ALTON qui traite de la myologie du python. Les muscles y sont décrits avec une surabondance de détails qui rend le texte, par endroits, très difficile à interpréter; l'auteur ne leur donne d'ailleurs pas de noms et ne tente pas de les comparer à ceux des autres vertébrés. Les descriptions, postérieures, d'OWEN et d'HOFFMANN sont basées sur l'étude de d'ALTON; la dernière en est la reproduction presque textuelle.

Nos dissections personnelles ont porté sur les espèces suivantes dont les unes sont terrestres, d'autres arboricoles, d'autres aquatiques et même marines :

<i>Famille des Boidæ.</i> . .	Boa sp.		
— <i>Colubridæ.</i>	Aglypha.	<i>Tropidonotus natrix</i> Ges.	
— —	—	—	<i>viperinus</i> Schl.
— —	—	—	<i>subminiatus</i> Schl.
— —	—	—	<i>piscator</i> Schl.
— —	—	—	<i>Coronella girundica</i> Dum.
— —	—	—	<i>Rhinechis scalaris</i> Bon.
— —	—	—	<i>Dendrophis pictus</i> Boié.
— —	—	—	<i>Atractus badius</i> Boié.
— —	Opisthoglypha	<i>Dryophis prasinus</i> Boié.	
— —	—	—	<i>Homalopsis buccata</i> L.
— —	Proteroglypha	<i>Platurus laticaudatus</i> L.	
— <i>Viperidæ</i> .		<i>Echidna atropos</i> L.	

Les muscles de l'épisome des ophidiens se répartissent ainsi :

RÉGION THORACO-LOMBAIRE.

Système de l'ilio-costalis . . .	M. ilio-costalis dorsi.
— du longissimus . . .	M. longissimus dorsi.
— — — — —	M. transversarius longus.

Système du transverso-spinalis.	M. articulo-spinalis dorsi.
—	M. spino-articularis dorsi.
—	M. articularis longus dorsi.
—	Mm. interneurales dorsi.

RÉGION CERVICALE.

Système de l'ilio-costalis. . . .	M. ilio-costalis capitis.
— du longissimus. . . .	M. longissimus capitis.
— du transverso-spinalis.	M. articulo-spinalis capitis.
—	M. spino-articularis cervicis.
—	Mm. interneurales cervicis.
—	M. suboccipitalis.

RÉGION CAUDALE.

Système de l'ilio-costalis. . . .	M. ilio-costalis caudæ.
— du longissimus	M. longissimus caudæ.
— du transverso-spinalis.	M. transverso-spinalis caudæ.

§ 1. RÉGION THORACO-LOMBAIRE. — Un fascia très net recouvre toute la musculature de l'épisome ; il est pigmenté de plus en plus de dehors en dedans. Sa partie interne, qui recouvre le transverso-spinalis, est chez plusieurs espèces solidement renforcée par les tendons internes du longissimus.

a) *Système de l'ilio-costalis.* — *M. ilio-costalis dorsi.*

Série de longs faisceaux digastriques dont chacun naît de la cloison de séparation d'avec le longissimus et se termine sur une côte.

Tropidonotus natrix. — L'ilio-costalis peut être considéré comme formé de l'accolement de faisceaux charnus terminés à chaque bout par un long tendon.

Chaque tendon d'origine naît du bord superficiel épaissi de la cloison qui sépare le muscle du longissimus. Ce bord forme un cordon fibreux longitudinal pigmenté : au

niveau de chaque vertèbre il émet en dehors le tendon de l'ilio-costalis ; à peu près au même niveau, il reçoit en dedans le tendon externe du longissimus. Il résulte de cette disposition que, à première vue, les deux tendons semblent faire suite l'un à l'autre et CUVIER a ainsi décrit son *Tr. natrix*. En réalité, chez cette espèce, la continuité n'est que physiologique ; elle n'est pas anatomique.

Oblique en bas, en avant et en dehors, le tendon d'origine de l'ilio-costalis franchit cinq espaces intercostaux puis se continue par un faisceau charnu. Celui-ci, conservant la même direction, traverse onze espaces avant d'arriver au bord externe du muscle. Il donne alors naissance au tendon de terminaison qui franchit encore trois espaces, puis s'insère sur le bord postérieur d'une côte à l'union de son tiers vertébral et de son tiers moyen. Vers le milieu de son trajet, le faisceau charnu présente une courte intersection aponévrotique ; il est donc en réalité digastrique. Si l'on additionne la longueur de ce faisceau et des deux tendons qui le terminent à chaque bout on voit que le faisceau musculotendineux traverse, de son origine à sa terminaison, dix-huit espaces intercostaux (fig. 15).

Il existe autant de faisceaux identiques à celui que nous venons de décrire qu'il y a de vertèbres dorsales (167 chez *Tr. natrix*). L'ensemble de tous les faisceaux charnus intimement accolés les uns aux autres forme un grand muscle rubané qui court tout le long de la face dorsale du corps, reposant par sa face profonde sur les muscles *levatores costarum*. Les intersections aponévrotiques forment une ligne longitudinale noirâtre qui en occupe le milieu. Du bord externe du muscle on voit s'échapper tous les tendons destinés aux côtes. Sur son bord interne,

on voit se jeter les tendons d'origine qui viennent de la cloison de séparation d'avec le longissimus. Contrairement aux faisceaux musculaires, les tendons sont tout à fait isolés les uns des autres.

En dedans, le muscle longe le longissimus; en dehors, il entre en rapport avec un muscle peaucier qui unit les côtes à la peau. Il atteint presque à ce niveau le bord latéral du corps.

Variations. — Chez les autres ophidiens, le muscle s'écarte peu de la description que nous venons de faire. Les principales variations portent sur la longueur respective des deux tendons et du faisceau charnu. Le tableau II (p. 175) indique ces variations et l'on remarquera la grande prépondérance de l'élément tendineux chez Dryophis. Le tendon externe se termine toujours sur les côtes; chez Echidna seulement, ce tendon, très court, se dissocie en partie dans une aponévrose qui le sépare du muscle peaucier qui le longe. Le tendon interne vient presque toujours de la cloison qui sépare le muscle du longissimus; cependant, chez Platurus et Homalopsis, ce tendon traverse la cloison et se continue directement avec le tendon externe du longissimus; chez Dryophis il en est de même et, vu la grande longueur des tendons d'origine, la masse de ceux-ci forme un épais ruban blanc qui court entre les deux corps charnus de l'ilio-costalis en dehors, du longissimus en dedans. Chez le boa, la disposition est identique à celle du Tropicodonotus. Les descriptions de MECKEL, de d'ALTON, d'OWEN et de CUVIER, qui font continuer directement le tendon d'origine de l'ilio-costalis avec le tendon externe du longissimus, ne répondent donc qu'à une minorité de cas; typiquement, comme nous l'avons dit plus haut, cette continuation n'est

que physiologique, non anatomique. De plus, nous n'avons pas vu, chez le boa, ces faisceaux d'origine costale que décrit MECKEL sur cet animal ainsi que sur le python. D'ALTON n'en parle pas non plus à propos de ce dernier.

Innervation. — Le nerf dorso-thoracique, dès qu'il s'est séparé du nerf ventral, se divise en deux rameaux, externe et interne. Le rameau externe passe entre le muscle transversarius longus et les levatores costarum ; il envoie un filet qui se dirige en dehors et atteint l'ilio-costalis par sa face profonde.

Action. — Lorsque ce muscle se contracte en prenant son point fixe en arrière, il tire en arrière les côtes et, si cette contraction s'exagère, la côte attire à son tour la vertèbre à laquelle elle s'articule et il en résulte une flexion latérale du corps. Mais ces mouvements exigent la contraction préalable du longissimus, car la cloison intermusculaire, très frêle sauf en son bord supérieur d'où partent les tendons, ne peut représenter un point d'insertion fixe. Si, d'autre part, le point fixe est la côte préalablement immobilisée, la contraction de l'ilio-costalis attire en avant le longissimus et, par suite, l'apophyse transverse sur laquelle s'insère ce muscle. Il en résulte encore une flexion latérale. L'étude de la locomotion des serpents semble montrer que l'ilio-costalis agit tour à tour dans l'un et l'autre sens.

Valeur morphologique. — Ce muscle a été décrit par CUVIER et OWEN comme étant le sacro-lumbalis ; MECKEL, D'ALTON et HOFFMANN le réunissent au longissimus en un ensemble qu'ils nomment, le premier : long extenseur du dos, les deux autres : rétracteur digastrique des côtes ; il formerait le ventre externe de cet ensemble. Hübner l'appelle simplement *stratum tertium*.

La comparaison de l'épisme des ophidiens et de celui des autosauriens nous montre que ce muscle est l'homo-

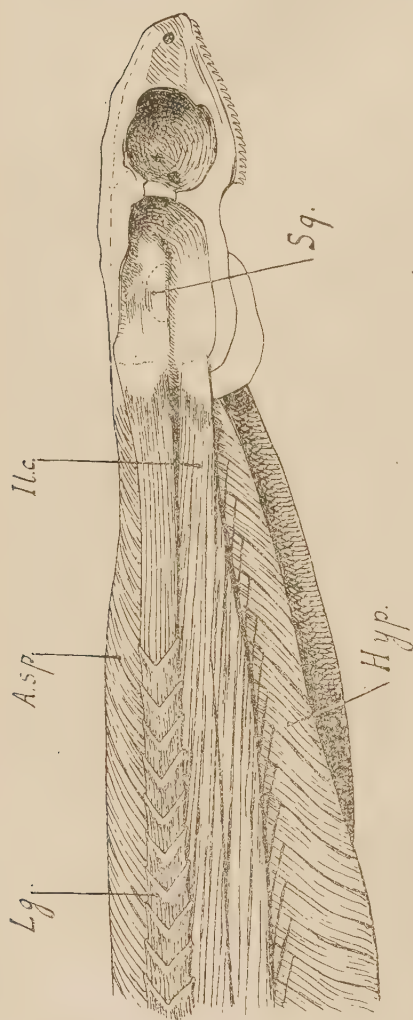


Fig. 14. — Vue latérale du tronc et de la nuque de *Tropidonotus natrix*, $\times 2$.

A. sp., m. articularis spinalis; — *Lg.*, m. longissimus; — *Il. c.*, m. ilio-costalis du bord inférieur duquel on voit se détacher ses tendons de terminaison, costaux. Le muscle lui-même est cloisonné par une intersection aponévrotique longitudinale; comparez avec le Chalcidès, figure 7, IV; — *Hyp.*, muscles de l'hyposome; — *Sq.*, lieu d'articulation du squamosal, enlevé.

logue de l'ilio-costalis de ces derniers. Mais son aspect a bien changé; il n'est plus possible de parler de métamérie musculaire en présence de fibres qui sautent dix-huit espaces intercostaux, comme c'est le cas du *Tr. natrix*, et même jusqu'à vingt-cinq chez le *Dryophilis*. L'étude des *Anguidæ* et des *Scincidæ* permet de se rendre compte comment a pu se faire le passage du type du *Lacerta* à celui des serpents. Chez ces autosauriens en effet, nous avons assisté à la disparition progressive des myoseptes et à la trans-

formation du muscle métamérisé en un muscle long. La disposition du *Scincus* (fig. 7) nous incline à penser que l'intersection tendineuse qui coupe le milieu de chaque

faisceau charnu est le seul reste des myoseptes originaux. Mais quelle est la raison d'être de cette intersection ?

Remarquons d'abord qu'elle est constante : nous l'avons trouvée sur tous les exemplaires que nous avons disséqués. Elle est cependant passée sous silence par les auteurs : seul, CUVIER la signale ; elle manquerait d'après lui chez *Crotalus*, ce que nous n'avons pu vérifier. Nous nous demandons si son existence n'est pas due au fait que l'ilio-costalis se contracte alternativement d'avant en arrière et d'arrière en avant. La grande longueur des faisceaux musculo-tendineux de ce muscle a pour résultat, lorsque l'animal fléchit latéralement son corps, que chacun d'eux se trouve tour à tour dans une situation telle que sa partie antérieure, contractée, attire en arrière les côtes, tandis que la postérieure, contractée également, attire en avant les apophyses transverses. La zone d'union de ces deux parties forme une sorte de point nodal où aucune contraction ne s'exerce ; c'est en ce point neutre que persisterait le myosepte.

Faisons encore remarquer que, vu la disparition de l'ilion, l'ilio-costalis ne mérite pas à vrai dire son nom chez les ophidiens.

b) *Système du longissimus. — M. longissimus dorsi.*

Suite de faisceaux obliques en avant et en haut dont chacun naît sur l'apophyse transverse d'une vertèbre et se termine par deux tendons : l'un va à la cloison de séparation d'avec l'ilio-costalis, l'autre se continue avec l'articulo-spinalis.

Tropidonotus natrix. — Ce muscle est formé de faisceaux imbriqués dont la structure est très analogue à celle du même muscle chez les autosauriens. Oblique en avant et en haut, chacun d'eux naît de la face dorsale d'une

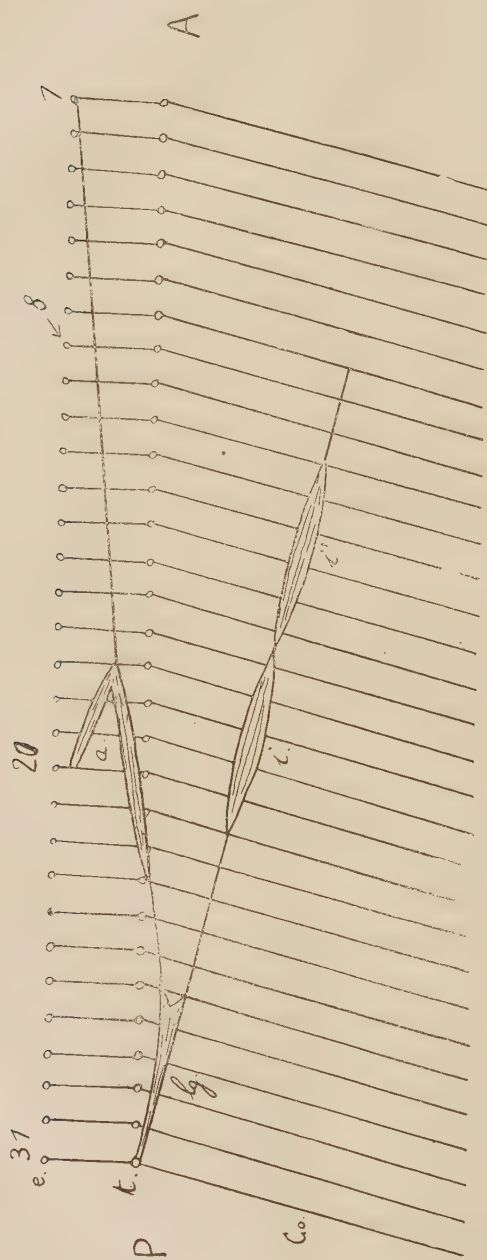


Fig. 15. — Schéma des muscles longs de *Tropidonotus natrix* (La longueur métamérique exacte des faisceaux est représentée mais, pour simplifier, l'ilio-costalis est supposé faire suite directement au tendon externe du longissimus).

i., *i'*, les deux ventres d'un faisceau de l'ilio-costalis ; — *lg.*, un faisceau du longissimus ; — *a.*, un faisceau de l'articulo-spinalis avec son long tendon terminal ; — *e.*, ligne des apophyses épineuses ; — *t.*, ligne des apophyses transverses ; — *Co.*, côtes ; — *A*, côté cranial ; — *P*, côté caudal.

apophyse transverse. Après avoir traversé cinq métamères le faisceau, devenu superficiel, s'aplatit et donne deux tendons. L'externe, oblique en avant et en dehors, se jette dans la cloison de séparation d'avec le longissimus. L'interne, oblique en avant et en dedans, se continue avec l'articulo-spinalis. De plus, l'un et l'autre adhèrent par leur face superficielle au fascia de recouvrement du muscle et lui envoient quelques fibres.

Variations. — Dans l'ensemble des ophidiens, le corps charnu du longissimus et son tendon externe ne présentent pas de variations importantes. Nous avons signalé plus haut les quelques cas où ce tendon, au lieu de s'attacher à la cloison, se continuait directement avec l'ilio-costalis. Mais, en ce qui concerne le tendon interne, il y a de grandes variétés que l'on peut, dans l'ensemble, répartir en trois modalités principales : 1° il se continue en majeure partie avec l'articulo-spinalis et envoie quelques fibres dans l'aponévrose superficielle, cas du *Tr. natrix* et de tous les *Aglypha* ; 2° ces fibres superficielles deviennent très fortes et on peut les suivre, plus ou moins nettement, à travers l'aponévrose superficielle jusqu'aux apophyses épineuses ; le tendon de l'articulo-spinalis fait défaut, il est remplacé par un tendon qui s'insère sur les apophyses articulaires : *Echidna*, *Platurus* ; 3° les fibres superficielles allant à l'apophyse épineuse existent seules : cas des *Boïdæ*, du *crotalus*, de l'*homalopsis*, de l'*atractus*, et de quelques autres.

Innervation. — Le rameau externe des nerfs dorso-thoraciques chemine dans la cloison de séparation entre l'ilio-costalis et le longissimus ; il envoie à ce dernier des rameaux internes.

Action. — Chez la plupart des espèces, la contraction

de ce muscle n'agit pas sur le squelette ; elle a pour rôle de fixer les tendons qui vont à l'ilio-costalis et à l'articulo-spinalis, donc de permettre à ces muscles d'entrer en fonction. Chez les espèces où un tendon va à l'apophyse épineuse, la partie interne du muscle agit comme renforçant le transverso-spinalis.

Valeur morphologique. — Les principaux noms donnés à ce muscle sont les suivants : long dorsal (CUVIER, OWEN), grand dorsal (DUMÉRIL et BIBRON), faisceau interne du long extenseur du dos (MECKEL), ventre supéro-externe du rétracteur digastrique des côtes (D'ALTON), du retractor costæ biceps (HOFFMANN), stratum secundum (HÜBNER). En réalité, son homologie avec le longissimus des autosauriens est très nette. Il a la même structure et les deux mêmes tendons terminaux. La grosse différence est que ces tendons entrent en connexion intime avec les muscles voisins ou avec les apophyses épineuses ; nous avons insisté suffisamment sur ce point.

M. transversarius longus.

Longs faisceaux intertransversaires, dont chacun saute deux vertèbres.

Tropidonotus natrix. — Il est formé de faisceaux dont l'ensemble constitue un muscle longitudinal étroit, couché sur le sommet des apophyses transverses, le long de la face externe des origines du longissimus. Chacun des faisceaux constituants naît d'une apophyse transverse et va à la troisième apophyse située en avant, en abandonnant en passant quelques fibres aux deux apophyses intermédiaires.

Variations. — Ce muscle existait chez tous les ophiidiens que nous avons étudiés. Chez quelques-uns, ces

faisceaux entrent en connexion étroite avec l'origine des levatores costarum. Il ferait défaut chez le crotale, d'après CUVIER. Son innervation est la même que celle du longissimus; son action est de fléchir latéralement la colonne vertébrale.

Valeur morphologique. — Ce muscle représente une différenciation des faisceaux profonds du longissimus comme il s'en produit souvent chez les tétrapodes. Il correspond probablement au muscle numéro 9 de MECKEL, quoique cet auteur assigne à celui-ci une origine costale. C'est la partie profonde du long dorsal de CUVIER, le muscle numéro 45 (série musculaire inférieure entre les apophyses articulaires) de d'Alton, une partie des muscles intertransversarii d'HOFFMANN.

c) *Système du transverso-spinalis.* — *M. articulo-spinalis dorsi.*

Faisceaux obliques en avant et en dedans, dont chacun naît du tendon interne du longissimus (ou éventuellement d'une apophyse articulaire) et de la base d'une apophyse épineuse, et se termine, par un très long tendon, sur le sommet d'une apophyse épineuse.

Tropidonotus natrix. — Il occupe toute la partie superficielle de la gouttière comprise entre les apophyses épineuses en dedans et, en dehors, le longissimus dont ne le sépare aucune cloison. Il est formé d'une suite de faisceaux charnus, au nombre de deux par vertèbre, qui se terminent sur de longs tendons épineux. De ces deux faisceaux, l'un est externe et plus superficiel, l'autre est interne et profond.

Le faisceau externe fait suite au tendon de bifurcation interne du longissimus. Chacun de ceux-ci, en effet, se

dirige en avant et en dedans, franchit ainsi trois espaces intervertébraux, puis donne naissance au faisceau charnu externe de l'articulo-spinalis. Continuant la même direction, celui-ci traverse encore six espaces puis se transforme en un solide tendon arrondi.

Le faisceau interne, aussi fort que le précédent, naît sur la face dorsale de l'aponévrose d'origine du muscle spino-articularis, tout près de son attache à la base de l'apophyse épineuse. Oblique en haut et en avant et après un trajet d'une longueur égale à trois espaces intervertébraux, le faisceau se termine sur la partie initiale du tendon du faisceau précédent.

Ainsi constitué, ce tendon chemine le long de la ligne médiane, très oblique en avant, et il franchit encore dix-sept espaces avant de s'insérer sur l'angle postéro-supérieur d'une apophyse épineuse. L'ensemble de tous les tendons terminaux de l'articulo-spinalis forme une masse volumineuse qui chemine le long du bord supérieur des apophyses épineuses, dans une gaine aponévrotique spéciale.

Si l'on remarque que les faisceaux externes du muscle proviennent en réalité des apophyses transverses par l'intermédiaire du longissimus, on constate qu'entre l'origine transversaire et la terminaison épineuse, chaque faisceau musculo-tendineux traverse trente et un espaces intervertébraux soit plus que le huitième de la totalité vertébrale (230, CUVIER) de l'animal.

Variations. — La disposition du Tr. natrix est à peu près celle de tous les ophidiens, avec cependant des variations assez grandes dans les longueurs respectives des tendons. Chez les serpents arboricoles, ces tendons atteignent le plus grand développement (trente-deux métamères chez Dryophis; voir tableau II, p. 175).

Le faisceau charnu interne est décrit par CUVIER et MECKEL comme naissant de la base des apophyses épineuses. Ce n'était le cas que chez *Atractus*. Chez tous les autres, nous l'avons toujours vu naître un peu en dehors de cette base, sur l'aponévrose d'origine du spino-articularis. Quant au faisceau externe, son origine est naturellement autre chez les espèces (*Echidna*, *Atractus*, *Homalopsis*, *Platurus* et *Boa*) où le tendon du longissimus va directement à l'apophyse épineuse en passant par dessus l'articulo-spinalis. Dans ces cas, ce faisceau externe naît, indépendamment, sur la saillie des apophyses articulaires. Il en serait de même chez le crocodile et le python (CUVIER et D'ALTON).

Innervation. — Ce muscle est innervé par les deux rameaux terminaux du nerf dorsal interne après qu'il a traversé le muscle articularis longus : un rameau va à chaque faisceau.

Action. — Les insertions de ce muscle montrent qu'il agit à la fois comme extenseur de la colonne et comme fléchisseur latéral. La grande longueur de ses tendons lui permet d'agir à longue distance et l'on peut ainsi s'expliquer l'attitude bien connue des serpents quand ils redressent verticalement toute la partie antérieure de leur corps, la moitié postérieure servant seule d'appui. Avec uniquement des muscles courts, ce mouvement serait, sinon impossible, du moins bien difficile.

Valeur morphologique. — Ce muscle a reçu les dénominations suivantes : épineux du dos (CUVIER), spinalis (HÜBNER), épineux et demi-épineux (MECKEL, OWEN), semi-spinalis (HOFFMANN). D'ALTON décrit isolément les deux faisceaux qu'il appelle l'externe « le long muscle descendant entre les apophyses articulaires et épineuses »

(muscle n° 39) et l'interne, « le muscle ascendant entre les apophyses épineuses et articulaires » (muscle n° 40).

Entre ce muscle et l'articulo-spinalis des autosauriens, il existe une différence essentielle, c'est l'origine des fibres charnues. Chez les derniers, nous avons vu que les faisceaux musculaires naissaient des apophyses articulaires ainsi que de la cloison de séparation du muscle d'avec le longissimus. Le grand développement du muscle spino-articularis d'une part, sa continuité avec le longissimus de l'autre, ont eu pour résultat que cette double origine s'est déplacée ; elle a quitté les apophyses articulaires qu'envahissent les muscles sous-jacents et s'est reportée sur l'aponévrose qui les couvre ; de plus elle a, chez presque tous les genres, pris avec le tendon interne du longissimus ce rapport intime de continuité que nous avons décrit. Quand cette continuité fait défaut, l'origine du muscle reste alors sur l'apophyse articulaire, disposition qui doit être regardée comme plus primitive.

En tous cas, ce muscle est bien l'équivalent de l'articulo-spinalis des autosauriens et les différences dans l'origine ne doivent pas faire méconnaître ce fait essentiel.

M. spino-articularis dorsi.

Des apophyses épineuses aux apophyses articulaires ; faisceaux obliques en avant et en dehors.

Tropidonotus natrix. — Ce muscle est situé au-dessous du précédent, au-dessus du suivant. Du bord antérieur de chaque apophyse épineuse se détache un faisceau charnu d'abord étroit, qui s'élargit progressivement en se dirigeant en avant et en dehors. Il se termine sur le bord postérieur des apophyses aliformes des deuxième

et troisième vertèbres situées en avant, et cette insertion atteint en dehors les apophyses articulaires postérieures (fig. 16). La face superficielle du muscle, au voisinage de son origine, est tendineuse et c'est sur elle que prennent naissance les fibres du faisceau interne de l'articulo-spinalis.

Variations. — Ce muscle garde le même aspect chez tous les ophidiens. Il est particulièrement fort chez *Dryophis* et *Dendrophis*.

Innervation. — C'est le nerf dorsal interne.

Action. — Elle est identique à celle du même muscle chez les autosauriens. Elle renforce celle de l'articulo-spinalis, tout en consolidant la colonne vertébrale.

Valeur morphologique. — Ce muscle a été appelé : épineux-transversaire (CUVIER), spinoso-vertebralis (HÜBNER), multifidus spinæ (MECKEL, OWEN). Ce dernier nom est mauvais, la direction des fibres étant exactement inverse de celle du multifide des animaux supérieurs. D'ALTON a distingué deux muscles : « le court muscle descendant entre les apophyses articulaires et épineuses » (n° 41), et « le muscle entre les arcs neuraux et les apophyses épineuses » (n° 42). Le premier correspond aux fibres externes, qui s'attachent aux zygapophyses, le second, aux internes qui vont à l'apophyse aliforme. Une telle division, qui est peut-être nette chez le python, fait défaut chez tous les autres ophidiens. HOFFMANN, reproduisant le texte de D'ALTON, a nommé ses deux muscles : muscles postzygapophyses-spinales et muscles neuro-spinales.

En réalité, il s'agit bien là du muscle spino-articularis tel que nous l'avons vu chez les autosauriens. La principale différence est que ce muscle est devenu beaucoup

plus fort et s'est placé plutôt au dessous qu'en dedans de l'articulo-spinalis.

Mm. interneurales dorsi.

Entre deux arcs neuraux consécutifs.

Ce sont les plus profonds de tout le système du transverso-spinalis ; ils sont couchés sous les muscles précédents. Chacun d'eux s'attache sur toute la face dorsale, excavée à cet effet, de l'arc neural ; en avant, il se termine sur le bord postérieur de la vertèbre qui précède. Seules, ses fibres les plus internes envahissent l'apophyse épineuse et constituent un muscle interspinalis. Ce muscle ne mérite donc pas le nom d'interépineux qui lui a cependant été décerné par tous les auteurs.

Il est innervé par le nerf dorsal interne.

M. articularis longus dorsi.

Longs faisceaux interarticulaires dont chacun saute deux vertèbres.

Tropidonotus natrix. — Il est couché sur la face dorsale des apophyses articulaires, en dehors des deux muscles précédents, en dedans des faisceaux d'origine du longissimus. Il forme un mince ruban longitudinal composé d'une série de faisceaux qui naissent de la partie la plus externe du bord postérieur de l'apophyse aliforme (donc de l'apophyse articulaire postérieure) et vont au même point de la 3^e vertèbre située en avant (fig. 16). Cranialement, ce muscle s'arrête au niveau de la 5^e dorsale.

Chez certains ophiidiens, ces faisceaux sautent une vertèbre de plus, chez d'autres une de moins.

Le nerf dorsal interne se dirigeant vers l'articulo-spinalis passe, soit au milieu de l'articularis longus, soit

entre le spino-articularis et lui ; ce faisant, il l'innervé.

Ce muscle a été appelé intertransversaire par MECKEL et OWEN. D'ALTON le nomme « la série musculaire supérieure entre les apophyses articulaires » (n° 44). HOFFMANN le réunit à notre transversarius longus et fait du tout un seul intransversaire. En réalité, et comme l'avait bien vu d'ALTON, ce muscle est uniquement inter-articulaire et totalement séparé des apophyses transverses qui sont réservées au longissimus.

§ 2. RÉGION CERVICALE. — Les muscles de cette région ne présentent que très peu de différences avec ceux du thorax. Les trois grands systèmes se continuent jusqu'à la tête, à peine modifiés.

a) *Système de l'ilio-costalis*. — *M. ilio-costalis capitis*.
Muscle qui prolonge l'ilio-costalis dorsi jusqu'à l'occipital.

Tropidonotus natrix. — A partir de la quatrième dorsale, ce muscle devient indépendant du longissimus et il reçoit cinq faisceaux charnus qui proviennent des apophyses transverses de D⁴ et de l'axis. Son bord externe fournit toujours des tendons costaux dont les deux plus antérieurs vont aux sommets des apophyses transverses de l'axis et de l'atlas. La partie terminale du muscle s'attache par un tendon aplati au tubercule latéral de l'occipital. L'intersection tendineuse de l'ilio-costalis fait défaut à partir de la quatrième dorsale.

Innervation. — Nerfs dorsaux externes.

Action. — Etant donné que l'insertion céphalique du muscle se fait au même niveau que le trou occipital, sa contraction a pour unique effet de fléchir latéralement la tête sans lui imprimer de mouvement d'extension.

Valeur morphologique. — MECKEL a considéré ce muscle

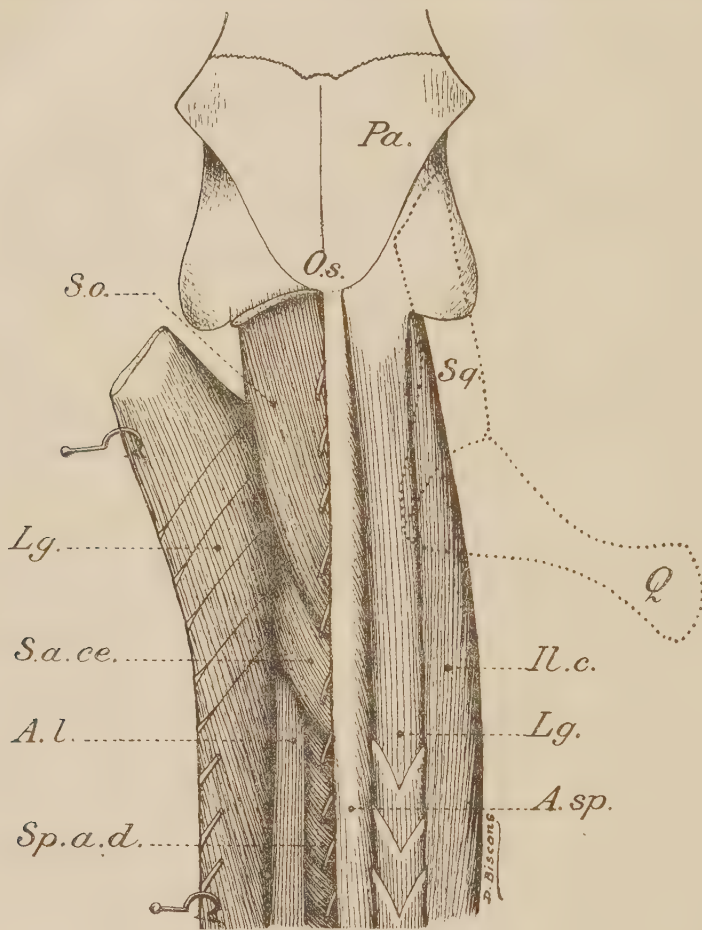


Fig. 16. — Vue dorsale du tronc et de la nuque de *Tropidonotus natrix*, $\times 3$.

Il. c., m. ilio-costalis ; — *Lg.*, m. longissimus ; du côté gauche ce muscle a été sectionné à son attache crânienne et récliné en dehors pour montrer sa face profonde : on voit que ses cinq premiers tendons internes vont aux apophyses transverses ; les suivants (dont 3 sont représentés) vont à l'articulo-spinalis ; — *A. sp.*, m. articulo-spinalis, enlevé du côté gauche où restent, seuls, ses tendons épineux ; — *Sp. a. d.*, m. spino-articularis dorsi ; — *A. l.*, m. articularis longus ; — *Sp. a. ce.*, m. spino-articularis cervicis ; — *S. o.*, m. suboccipitalis.

Pa., pariétal ; — *O. s.*, sus-occipital ; — *Sq.* et *Q.*, contour du squamosal et du carré, enlevés.

comme le trachelo-mastoïdeus. Cette conception est

inexacte, puisque ce nom est donné, généralement, à une partie du longissimus et qu'il s'agit ici, sans nul doute, de l'ilio-costalis.

b) *Système du longissimus*. — *M. longissimus capitis*.

Muscle qui prolonge le longissimus dorsi jusqu'au pariétal.

A partir de la quatrième dorsale le longissimus ne donne plus de tendons externes ; il donne des tendons internes, mais ceux-ci se détachent de sa face profonde et ne vont plus à l'articulo-spinalis : cheminant quelque temps entre le longissimus et le transverso-spinalis, ils se terminent sur l'angle postéro-externe des apophyses aliformes. Il y a ainsi cinq tendons destinés aux trois premières dorsales et aux deux cervicales. Le corps même du muscle se termine par un court tendon plat sur la crête du pariétal qui forme le bord postérieur de la voûte crânienne.

Ce muscle est innervé par les premiers nerfs dorsaux externes ; il est extenseur de la tête ; MECKEL l'a appelé splenius capitis. Sous lui, le muscle transversarius longus s'étend jusqu'à l'apophyse transverse de l'axis.

c) *Système du transverso-spinalis*. — *M. articulo-spinalis capitis*.

Muscle qui prolonge l'articulo-spinalis dorsi jusqu'au pariétal.

Etant donné que, à partir de D⁴, ce muscle ne reçoit plus de tendons de renforcement du longissimus, il se trouve réduit à ses faisceaux internes. Ceux-ci, très épais, au point de former un plan continu, naissent maintenant de la base des faces latérales des apophyses épineuses, usqu'à l'atlas. Le muscle se termine toujours par de longs

tendons internes ou épineux. Le dernier de ceux-ci naît au niveau de D^3 et va à l'épine de l'atlas. Le corps même du muscle se prolonge jusqu'à la tête et s'insère, par un tendon qui apparaît loin au milieu des fibres charnues, sous le bord postérieur du pariétal. Ce tendon représente, en réalité, le dernier faisceau épineux du muscle.

L'articulo-spinalis dorsi est innervé par les rameaux internes des nerfs dorsaux. Le rameau interne du premier nerf lui parvient en traversant les faisceaux antérieurs du muscle suboccipitalis.

L'action de ce muscle est la flexion dorsale de la tête ; elle ne paraît pas devoir être très accusée.

Valeur morphologique. — Ce muscle a été comparé, à juste titre, par MECKEL au complexus et au biverter des mammifères ; c'est le capito-vertebralis d'HOFFMANN. Vis-à-vis des autosauriens, il correspond au transverso-spinalis capitis, mais avec quelques différences en ce qui concerne l'origine. Nous avons vu en effet que le transverso-spinalis capitis des derniers n'était pas intégralement la suite de l'articulo-spinalis dorsi, mais qu'il s'y surajoutait de nouvelles fibres propres à la nuque. Au contraire, chez les ophidiens, le muscle que nous étudions représente uniquement le faisceau antérieur ou céphalique de l'articulo-spinalis.

M. spino-articularis cervicis.

Des apophyses épineuses D^{3-4} aux apophyses articulaires D^{2-1} .

Tropidonotus natrix. — Jusqu'à la sixième dorsale, ce muscle conserve le type que nous lui avons décrit plus haut. Les deux faisceaux qui naissent des apophyses épineuses D^5 et D^4 , au lieu de ne recouvrir que la moitié interne des arcs neuraux en recouvrent la totalité, s'éten-

dant sur leur partie externe que ne couvre plus le muscle *articularis longus* qui s'est arrêté à D⁵ (fig. 16).

Variations. — Chez les autres ophidiens, il en est de même mais la situation de ce muscle est fonction du développement du muscle *suboccipitalis* (voir plus loin).

Ces faisceaux sont innervés par les nerfs dorsaux internes correspondants.

Mm. interneurales cervicis.

Absolument identiques à ceux du dos, ils se continuent sous le muscle précédent, puis sous le muscle *suboccipitalis*, jusqu'à l'atlas.

M. suboccipitalis.

Des 5 (4 ou 3) premières apophyses épineuses à l'occipital.

Tropidonotus natrix. — Composé de fibres obliques en avant et en dehors, ce muscle semble continuer en avant la série des faisceaux du *spino-articularis*. Il naît des faces latérales des apophyses épineuses D³⁻¹ et C²⁻¹ et se termine sur la face postérieure de l'occipital, immédiatement au-dessus du foramen magnum. Dans leur trajet, ses fibres adhèrent aux apophyses articulaires des deux premières dorsales et de l'axis qu'elles recouvrent.

Variations. — Examiné dans l'ensemble des ophidiens, ce muscle a souvent une origine moins étendue. Parfois réduite à quatre vertèbres, celle-ci est même habituellement limitée aux trois premières. Nous n'avons rencontré le type du *Tropidonotus* que chez le boa, le rhinocéros et l'*homalopsis*. De plus, il est fréquent de voir les faisceaux nés de C¹⁻² s'isoler de celui qui vient de D¹ (ou éventuellement de D¹⁻³). Dans l'interstice ainsi produit passe la

branche interne du premier nerf dorsal. Quand, comme chez le *Tr. natrix*, cet interstice n'existe pas, cette branche traverse directement les faisceaux musculaires. Exceptionnellement, ce peut être le faisceau atloïdien qui s'isole, le faisceau axoïdien se trouvant alors soudé à celui de la ou des vertèbres dorsales, mais, constamment, dans l'interstice passe le premier nerf dorsal interne. Quant aux branches internes des nerfs dorsaux suivants, elles croisent presque toujours le bord externe du muscle sans le traverser.

Innervation. — Les deux faisceaux, atloïdien et axoïdien, sont innervés par le premier nerf dorsal interne; les faisceaux suivants par les nerfs postérieurs, en nombre variable suivant l'étendue du muscle.

Action. — C'est un extenseur de la tête et, de plus, un fléchisseur latéral, vu l'obliquité des fibres.

Valeur morphologique. — Ce muscle est le grand droit postérieur de la tête de MECKEL, le complexus de CUVIER, le trachélo-mastoïdeus d'OWEN, le petit extenseur de la tête de D'ALTON, l'occipito-vertebralis d'HOFFMANN. Tous ces auteurs, sauf le premier, le font naître des apophyses articulaires. Cela est inexact : ce qui donne cette illusion, c'est que la partie supérieure des apophyses épineuses est envahie par les origines des faisceaux internes de l'articulo-spinalis capitis. Par suite, l'attache du suboccipitalis est reléguée à la base des faces latérales des apophyses épineuses et les faisceaux adhèrent en passant aux zygapophyses. Mais, fondamentalement, leur origine est épineuse, comme l'avait bien vu MECKEL.

Ce muscle est certainement l'homologue du muscle de même nom des autosauriens dont il a tous les caractères. Il est intéressant de remarquer qu'il paraît représenter la

terminaison céphalique du spino-articularis dorsi, les faisceaux que nous avons nommé spino-articularis cervicis faisant la transition de l'un à l'autre. Cette disposition est propre aux serpents; chez tous les autres amniotes, les muscles suboccipitalis et spino-articularis, malgré que leurs fibres aient la même obliquité, sont indépendants l'un de l'autre.

§ 3. RÉGION CAUDALE. — Les trois grands muscles du dos se continuent dans la queue, très peu modifiés. Mais les faisceaux y sont plus courts et sautent un moins grand nombre de vertèbres.

M. ilio-costalis caudæ.

Suite de l'ilio-costalis dorsi, mais se termine sur les apophyses costales.

Il est identique à celui du dos, mais, vu l'absence des côtes, ses tendons externes se terminent sur le sommet des apophyses costales des vertèbres (et non des apophyses transverses comme le disent CUVIER et MECKEL). D'ALTON prétend que, chez le Python, il est tout à fait soudé au longissimus. Nous n'avons observé cela ni sur le boa ni sur les autres individus étudiés. Chez Platurus, où la queue est extrêmement aplatie transversalement, l'ilio-costalis est très réduit.

M. longissimus caudæ.

Suite du longissimus dorsi.

Tropidonotus natrix. — Son tendon externe va toujours à l'ilio-costalis, mais l'interne offre une disposition spéciale : il adhère à sa naissance à l'aponévrose de recouvrement puis émet une bride fibreuse qui s'attache à

l'angle de l'apophyse aliforme correspondante; alors seulement, il va se jeter dans l'articulo-spinalis. Cette disposition est évidemment une transition vers les cas où longissimus et articulo-spinalis sont tout à fait indépendants et se fixent, l'un et l'autre, à l'apophyse aliforme.

HOFFMANN, se basant toujours sur l'étude de D'ALTON, a réuni ce muscle au précédent sous le nom de *retractor caudæ*.

M. transverso-spinalis caudæ.

Suite du transverso-spinalis dorsi.

Il garde la disposition de la région dorsale et est par conséquent subdivisible en tous les muscles superposés que nous y avons décrits.

Chez *Platurus*, par suite de l'aplatissement considérable de la queue, les deux transverso-spinalis, droit et gauche, forment une haute saillie au-dessus des arcs neuraux. Vu l'absence d'apophyses épineuses, seul un septum sagittal médian les sépare l'un de l'autre; c'est dans ce septum que se perdent les tendons d'insertion de l'articulo-spinalis. Il ne faudrait cependant pas croire que cette région caudale soit en voie d'atrophie. Elle doit, au contraire, avoir une puissance considérable, car la moelle se prolonge jusqu'au bout de la queue et présente un gros renflement au niveau de chaque espace intervertébral.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

Deux grands caractères ressortent de l'étude que nous venons de faire. C'est d'abord l'homogénéité très grande des muscles de l'épisme dans les différentes parties du corps. La queue et le dos sont identiques et c'est à peine

si, au niveau du cou, on aperçoit quelques modifications déterminées par la présence de la tête. Il n'existe vraiment qu'un muscle propre à celle-ci, le muscle suboccipitalis, et encore ce muscle rentre-t-il d'une façon beaucoup plus nette que chez les autres reptiles dans le cadre général d'organisation des muscles du dos.

Le second caractère, que met bien en évidence la comparaison avec les autosauriens, c'est la disparition complète de la métamérie musculaire. On pourrait objecter que la métamérie subsiste puisque chacun des trois grands muscles présente toujours un faisceau par vertèbre. Mais a-t-on vraiment le droit de parler ainsi quand on voit certains faisceaux sauter jusqu'à quarante-cinq vertèbres (*Dryophis*) ? Evidemment non. Les origines et les insertions des muscles restent bien métamériques, parce que c'est une conséquence nécessaire de la division de la colonne en vertèbres, mais les choses ne vont pas plus loin. Nous montrerons d'ailleurs que les divers faisceaux musculo-tendineux nous paraissent provenir chacun de plusieurs métamères.

La disparition de la métamérie entraîne l'existence de faisceaux extraordinairement longs, en grande partie tendineux et très solidaires les uns des autres. On peut, en se plaçant à un point de vue surtout physiologique, admettre que les muscles longs se ramènent à une double série de faisceaux divergeants à partir d'une branche unique (fig. 15); l'ensemble a donc la forme d'un Y. La branche postérieure de celui-ci est représentée par le corps charnu du longissimus naissant des apophyses transverses. La branche antérieure et externe est formée par le tendon externe du longissimus, continué par le faisceau de l'ilio-costalis qui naît de la cloison vis-à-vis

de la terminaison de ce tendon. Nous avons fait remarquer plus haut (p. 152) qu'entre l'un et l'autre il n'y avait ordinairement pas continuité anatomique vraie mais continuité physiologique incontestable. La branche antérieure et interne de l'Y est formée par le tendon interne du longissimus, continué par le faisceau correspondant de l'articulo-spinalis.

L'étude du genre de vie des divers ophidiens est susceptible de nous faire comprendre les causes des variations dans la disposition de ces muscles, ainsi que dans le volume relatif de l'épisome. Le tableau II indique, pour les individus que nous avons disséqués, la longueur de chaque faisceau musculaire ou tendineux. Cette longueur est exprimée par le nombre des vertèbres que traversent les faisceaux. Ce seul procédé nous permet de comparer entre elles les diverses espèces. Au contraire, la mesure en centimètres des faisceaux ou de leurs tendons ne pourrait nous servir, vu les énormes différences de taille entre les espèces. Il faudrait, dans ce cas, faire intervenir la méthode des indices.

Nous avons totalisé, sous le nom de *faisceau externe*, la somme de l'ilio-costalis, du tendon externe du longissimus et du corps de ce muscle. Sous le nom de *faisceau interne*, nous réunissons la longueur de l'articulo-spinalis, du tendon interne du longissimus et du corps de ce muscle. Les deux faisceaux ont donc une partie commune, qui est formée par la branche postérieure de l'Y, c'est-à-dire le corps musculaire du longissimus. Il convient d'ajouter que, chez les ophidiens (marqués * sur le tableau) où l'articulo-spinalis naît des apophyses articulaires sans entrer en relations avec le longissimus, le faisceau interne a naturellement une valeur différente

de celle que nous lui attribuons chez les autres serpents.

TABLEAU II¹

	ILIO-COSTALIS			LONGISSIMUS			ARTICULO-SPINALIS		TOTAL ² du faisceau externe.	TOTAL ² du faisceau interne.
	t. costal.	f. charnu	t. intermédiaire.	f. charnu.	t. intermédiaire.	f. charnu.	t. épineux			
Dryophis prasinus . .	7	6	12	5	5	3	32	30 (19)	45 (37)	
Dendrophis pictus . .	5	10	4	4	4	4	29	23 (9)	41 (33)	
Tropidonotus submi- natus.	4	12	7	3	7	5	22	26 (10)	37 (29)	
Tropidonotus viperi- nus.	3	12	5	5	6	6	16	25 (8)	33 (22)	
Boa sp.*	3	12	2	5	—	8	24	22 (5)	32 (24)	
Tropidonotus natrix .	3	11	5	5	3	6	17	24 (8)	31 (20)	
Coronella girundica. .	4	11	2	6	4	7	13	23 (6)	30 (17)	
Rhinechis scalaris . .	5	10	2	6	4	8	12	23 (7)	30 (16)	
Tropidonotus piscator.	3	13	4	4	4	6	14	24 (7)	28 (18)	
Homalopsis buccata* .	4	13	3	8	—	8	10	28 (7)	18 (10)	
Atractus badius* . . .	5	10	3	6	—	5	13	24 (8)	18 (13)	
Platurus laticaudatus*.	3	12	4	6	—	7	9	25 (7)	16 (9)	
Echidna atropos* . . .	1	13	3	6	—	6	9	23 (4)	15 (9)	

1. Toutes ces dimensions sont prises à l'union du premier et du deuxième tiers du corps.

2. Dans ces deux colonnes le chiffre entre parenthèses indique la longueur de la partie tendineuse du faisceau.

Le tableau montre que la longueur du faisceau externe est à peu près constante pour tous les ophidiens. Elle varie autour de 25 et ce n'est que le *Dryophis* qui l'a un peu plus grande. Par contre, la longueur du faisceau interne est sujette à plus d'inégalités. Elle est maximum chez les serpents d'arbres, *Dryophis* et *Dendrophis*, où ce faisceau embrasse 45 et 41 vertèbres. Plus faible chez les autres, elle reste cependant considérable, même chez

les espèces où l'articulo-spinalis naît directement de l'apophyse articulaire.

Si l'on recherche la longueur relative du tendon et du muscle dans chacun des faisceaux, on constate d'abord que le faisceau interne est surtout tendineux, l'externe surtout musculaire. L'étude de leur action explique facilement ce fait : lors de la flexion latérale du corps, les côtes, étant plus loin de l'axe, auront à subir un déplacement plus considérable que les apophyses épineuses. Par conséquent les faisceaux charnus destinés à les déplacer seront plus longs. CUVIER comme MECKEL s'accordent à dire que le maximum de longueur des tendons est atteint chez les couleuvres de nos pays ; la longueur diminuerait chez le crotale, encore plus chez le cobra, et le minimum serait obtenu chez les Boïdæ. Cette proposition ne nous paraît pas exacte ; notre tableau le montre.

En ce qui concerne le faisceau externe, le Dryophis est de beaucoup celui dont les tendons sont les plus longs. Tous les autres serpents sont à peu près semblables entre eux et c'est à peine si le Boa et l'Echidna ont des tendons plus courts d'un ou deux métamères que le reste des ophidiens. Pour le faisceau interne, les plus longs tendons sont toujours ceux des serpents d'arbres ; Dendrophis et Dryophis. Le Boa n'a pas du tout les courts tendons qu'on lui prête, car chacun d'eux saute 24 vertèbres. L'erreur des auteurs tient probablement à ce que les vertèbres du Boa sont relativement courtes, surtout si on les compare à celles du Dryophis. Cette brièveté des vertèbres, comparée à la grande taille de l'animal, donne au premier abord l'impression que le tendon est court. En fait ce n'est pas le cas, mais nous

devons ajouter qu'il est plus mince que chez les autres serpents.

Les serpents d'eau se distinguent-ils ? Cela ne semble pas très net. Notons d'abord que la plupart des espèces que nous avons étudiées : *Tropidonotus*, *Rhinechis*, *Coronella*, étant plus ou moins aquatiques sont de mauvais termes de comparaison. Les deux vrais serpents d'eau que nous avons disséqués sont le *Platurus* qui vit dans les mers de l'Inde et l'*Homalopsis* des lacs de Java. Or, chez eux, le corps charnu de l'articulo-spinalis atteint presque la longueur de son tendon ce qui tient à la fois à un allongement du muscle et à un raccourcissement du tendon. D'autres serpents : *Rhinechis*, *Echidna*, ont bien ce caractère, mais pas au même degré.

Il est encore intéressant de rechercher les dimensions relatives de l'épisome et de l'hyposome des ophidiens. Si l'on compare d'abord la largeur maxima de l'épisome à celle du corps on trouve que les deux sont identiques chez *Homalopsis* et chez *Platurus* ; en d'autres termes, l'épisome atteint en dehors la ligne latérale du thorax. Chez les autres serpents, l'épisome est moins large : $\frac{5}{7}$ de la largeur du corps chez *Dryophis*, $\frac{21}{23}$ chez *Tropidonotus natrix*, $\frac{11}{17}$ seulement chez *Atractus*. Si, d'autre part, on compare la hauteur de l'épisome à celle du corps, les mesures étant prises en projection, on arrive à des résultats analogues : chez *Platurus* et *Homalopsis*, l'épisome atteint les $\frac{4}{7}$ du corps ; il est donc plus haut que l'hyposome. Chez tous les autres serpents, il est moins haut : $\frac{3}{9}$ chez *Echidna*, $\frac{3}{8}$ chez *Dendrophis*, $\frac{8}{25}$ chez *Tr. natrix*, $\frac{10}{25}$ chez *Tr. piscator*.

Nous concluons de tout ce qui précède que chez les

serpents exclusivement arboricoles l'épisome est relativement peu développé ; les faisceaux musculo-tendineux sont extrêmement longs et, dans chacun d'eux, les tendons constituent de beaucoup la majeure partie. Chez les serpents exclusivement aquatiques, l'épisome augmente jusqu'à dépasser en hauteur l'hyposome et à l'égaliser en largeur ; l'ensemble des faisceaux se raccourcit et la partie tendineuse est à peine plus longue que la musculaire. Tous les autres ophidiens ont des caractères intermédiaires et, parmi eux, le Boa ne se signale pas par cette brièveté de tendons que lui avaient attribuée CUVIER, puis MECKEL.

Le grand volume des muscles de l'épisome des ophidiens, rapproché de l'absence des membres, indique qu'ils doivent jouer un rôle très important dans les modes de locomotion si variés que peuvent pratiquer ces animaux : marche en droite ligne par le seul jeu des côtes, reptation horizontale ou verticale, nage, arboricolisme, saut. L'opinion de DUMÉRIL et BIBRON (68, VI, p. 87), qui prétendent que ces muscles n'agissent guère que pour consolider la colonne, nous semble trop restrictive.

Comment ce type, si spécialisé, peut-il se rattacher à celui des autosauriens ? Telle est la question qui nous reste à envisager. L'étude des Scincidæ nous a montré que, dans l'ilio-costalis, les myoseptes disparaissent progressivement et ainsi se forme un muscle dans lequel toute trace de la métamérie primitive fait défaut. Par contre, il nous semble que les corps charnus du longissimus, d'une part, de l'articulo-spinalis, de l'autre, sont bien les équivalents des faisceaux de même nom des Lacértidæ. Pour ces corps, la structure primitive se serait conservée avec toutefois modification plus ou

moins grande de l'origine de l'articulo-spinalis. Mais ce qui vient modifier le plus l'aspect originel, ce sont tous les longs tendons des divers muscles. Il nous paraît probable que les deux tendons qui réunissent le longissimus à l'ilio-costalis et à l'articulo-spinalis se sont différenciés aux dépens du tissu conjonctif des deux cloisons intermédiaires à ces trois muscles. En ce qui concerne le tendon externe, la différenciation n'est pas d'habitude complète, puisque nous avons vu qu'une continuité anatomique vraie entre l'ilio-costalis et le longissimus n'était réalisée que chez trois serpents (p. 152) et que, chez tous les autres, la cloison intermédiaire coupait en deux ce tendon. En ce qui concerne le tendon interne, nous avons aussi vu que, parfois, il n'aboutissait pas à l'articulo-spinalis et se terminait, soit sur l'apophyse articulaire, soit sur l'apophyse épineuse, ou sur les deux à la fois. Dans ces cas, il est toujours court, n'étant plus tiré cranialement par la traction de l'articulo-spinalis.

Quant au tendon épineux de ce dernier muscle, il se forme probablement aux dépens du tissu conjonctif qui, chez l'embryon, constitue le septum dorsal. C'est en effet la seule manière de comprendre comment ce tendon, qui, dans les autosauriens, n'embrassait guère que trois à quatre vertèbres, analogue en cela au segment médial des myoseptes des poissons, peut arriver, chez certains ophidiens, à embrasser trente-deux vertèbres. Une indication de cette formation est donnée par le fait que, souvent, le tendon adhère en passant aux faces latérales des deux ou trois apophyses épineuses qui précèdent celles où il se termine, et l'adhérence est d'autant plus forte qu'on est plus près de la fin du tendon. On a

l'impression comme si ce tendon s'attachait primitivement plus en arrière et avait transporté en avant son insertion, en s'annexant le tissu fibreux interposé aux apophyses épineuses.

Tout ce que nous venons de dire montre à quel point la structure métamérique s'est abolie chez les ophidiens, à quel point par conséquent, ceux-ci se sont spécialisés à partir des autosauriens. Le développement qu'ils ont suivi leur est propre, en rapport, comme la forme de leur corps, avec leurs adaptations si spéciales. Nous ne retrouverons rien d'analogue chez les vertébrés supérieurs, malgré que, chez eux aussi, la métamérie primordiale disparaisse.

ARTICLE IV. — CHELONIA

Des deux ordres que comprend la sous-classe des Chelonia, nous n'étudierons que celui des Thecophora. La musculature des Atheca n'a jamais été décrite¹ et nous n'avons pu nous procurer de sujet pour combler cette lacune. Nous le regrettons d'autant plus qu'il est possible que cette musculature nous eût présenté des caractères primitifs, que celle des Thecophora, très évoluée, ne possède plus.

I. — ÉTUDE DU SQUELETTE

La présence de la carapace permet de diviser la colonne vertébrale des Chelonia en trois régions totalement distinctes.

1. RATHKE cite bien le Sphargis comme un des chéloniens qu'il a étudiés, mais il ne décrit pas sa musculature épisomatique.

Vertèbres thoraciques. — Elles sont au nombre de dix, chiffre fixe dans toute l'ordre. Chez l'embryon, comme l'ont montré les recherches de RATHKE (89), les vertèbres du dos sont indépendantes les unes des autres et supportent des côtes, articulées à la fois avec leur corps et leur arc neural. Secondairement, on voit apparaître dans le derme qui surmonte les arcs neuraux des plaques osseuses, développées aux dépens du périchondre des arcs, les plaques neurales : il y en a une par vertèbre et chacune se soude avec celle qui la précède, en avant, et avec celle qui la suit, en arrière.

D'autre part, d'une façon analogue, il apparaît au-dessus de chaque côte une plaque costale. Toutes les plaques costales se soudent entre elles, et, en dedans, s'unissent au bord externe des plaques neurales. Il en résulte la formation d'un canal dont le toit est formé par le pont d'union des plaques neurale et costale, dont le plancher correspond à la tête des côtes restée indépendante du squelette dermique, et dont le côté interne est formé par les arcs neuraux. Ce canal, qui longe les arcs neuraux sur toute leur étendue, est le canal collatéral vertébral. Nous verrons plus tard que c'est lui qui contient la musculature épisomatique du thorax (fig. 17).

Corrélativement à l'apparition de la carapace, les vertèbres dorsales se sont soudées les unes aux autres, ainsi qu'aux côtes. Les vertèbres lombaires et le sacrum se soudent également à la colonne dorsale, mais ce dernier ne s'unit à la carapace que chez le sous-ordre des Pleurodira.

Ajoutons qu'à l'avant de la première plaque neurale se développe une plaque dite nuchale, et en arrière de la dernière neurale une plaque pygale. Ces deux plaques,

qui apparaissent dans le derme et indépendamment des vertèbres, contracteront d'importantes relations avec les muscles de l'épísome.

Vertèbres cervicales. — Au nombre de huit, elles sont caractérisées par leur très grande mobilité, compensatrice de la rigidité du thorax. Cette mobilité n'est pas quelconque ; suivant le mode dont se plie le cou lorsque l'animal rentre sa tête sous la carapace, on a distingué les Pleurodira, chez lesquels le cou se fléchit latéralement et les Cryptodira, chez lesquels le cou se fléchit dans le plan sagittal. Les Trionychoïdea, dont on fait un troisième sous-ordre, sont des cryptodères vrais au point de vue de leur cou. Enfin, il faut mettre à part la famille des Chelonidæ, tortues marines dont le cou ne se rétracte pour ainsi dire pas dans la carapace et qui sont dites phanéroderes ; les taxinomistes les rangent cependant dans les Cryptodira.

On a souvent dit que les vertèbres cervicales des Chéloniens présentaient tous les types connus : procœle, opisthocœle, biconcave, biconvexe et cela sans ordre apparent.

Cette assertion n'est pas exacte. VAILLANT (90) a cherché à montrer qu'il existait de grands types généraux, mais n'a pu arriver à des conclusions nettes, son étude n'ayant pas considéré la myologie du cou. Nos recherches nous permettent de dire que : 1° chez les Cryptodira sensu stricto (non inclus les Trionychoïdea), les vertèbres antérieures sont opisthocœles, les postérieures sont procœles ; la vertèbre intermédiaire, biconvexe, est généralement C³ ou C⁴ (fig. 18). Celle-ci peut être considérée comme le centre de mouvement physiologique du cou. Les vertèbres antérieures à elle sont

essentiellement au service de la tête et donnent attache à des muscles y allant ; les vertèbres situées en arrière donnent insertion à des muscles venus de la carapace ou des côtes. Les corps de ces vertèbres postérieures sont unis entre eux par des articulations bicondyliennes, c'est-à-dire que la face antérieure de chaque vertèbre présente deux têtes articulaires, l'une droite et l'autre gauche, séparées par une dépression médiane, tandis que la face postérieure présente deux cavités glénoïdes, correspondants aux deux condyles. Une telle disposition exclut la possibilité de mouvements latéraux, ce qui s'explique si l'on songe que ces vertèbres postérieures sont toujours plus ou moins rentrées sous la carapace.

Un deuxième centre de mouvement est représenté par la huitième cervicale, généralement aussi biconvexe, ce qui entraîne l'apparition du type dicœle pour C^7 . Ce deuxième centre est celui sur lequel s'effectuent les mouvements du cou sur le thorax, c'est le centre dorso-cervical ; il existe chez tous les vertébrés où le cou est distinct et mobile : chéloniens, crocodiliens, oiseaux, mammifères. Au contraire, l'apparition d'un centre spécial, comme c'était le cas pour C^3 , est rare et ne se rencontre jamais à un degré aussi prononcé que chez les chéloniens.

2° Chez les *Phanerodira*, la disposition est identique, mais les gynglymes disparaissent ; le cou peut donc effectuer des mouvements dans tous les sens. 3° Chez les *Pleurodora*, où les mouvements latéraux dominant tout, il n'y a aussi que des articulations condyliennes simples. Le centre du mouvement antérieur est toujours C^3 , mais la vertèbre biconvexe peut remonter jusqu'à C^2 , fait qui peut-être, s'explique par la nécessité pour la tête de

regarder en avant, quand elle est retirée sous la carapace. 4° Chez les Trionychoïdea, les vertèbres sont toutes opisthocœles sauf la huitième. Le cou est très mobile dans tous les sens ; cela tient probablement à ce que ces chéloniens ont un cou extrêmement long, très protractile, en rapport avec leur mode de vie dans les fleuves. Seules, les deux dernières cervicales restent toujours sous la carapace, aussi, seules, ont-elles des articulations bicondyliennes.

La forme des apophyses se ressent également du mode de rétraction du cou. Les apophyses épineuses sont absentes et remplacées par une crête à peine indiquée. Chez les Cryptodira en effet, leur présence empêcherait la flexion en S du cou ; ce n'est pas le cas chez les Pleurodira, mais, chez eux, leur absence s'explique parce que les muscles du cou agissent surtout sur les flancs des vertèbres, vu la latéralité des mouvements. Ces considérations ne s'appliquent pas aux deux ou trois premières cervicales qui, donnant naissance à des muscles extenseurs de la tête, ont des apophyses épineuses plutôt saillantes.

Les apophyses transverses sont placées à la base de l'arc neural, un peu en avant du milieu de la vertèbre. VAILLANT (90, p. 11) a fait remarquer qu'elles étaient très faibles ou nulles chez les Cryptodira, mais nettement distinctes chez les Pleurodira. Cette remarque est exacte ; nous ajouterons que leur présence chez ces derniers est, pour nous, en rapport avec l'existence du muscle *testo-cervicalis lateralis*, propre à ce sous-ordre.

Les zygapophyses postérieures prolongent en arrière l'arc vertébral ; leur facette articulaire regarde en bas et en dehors ; leur face dorsale fait une grosse saillie qui,

à première vue, en impose pour une apophyse épineuse bifurquée et qui en joue effectivement le rôle en donnant insertion aux muscles que la crête épineuse, vu son faible développement, ne peut recevoir. Les deux dernières zygapophyses postérieures (C^7 et C^8), qui reçoivent les faisceaux du muscle dorsalis, sont particulièrement puissantes. Les zygapophyses antérieures sont moins développées; une crête d'insertion musculaire les réunit à la base des apophyses transverses.

Vertèbres caudales. — Elles sont nombreuses, mais petites. Les vertèbres antérieures sont pourvues d'apophyses transverses et épineuses assez développées, mais qui vont en s'atténuant vers les vertèbres postérieures. Les zygapophyses postérieures sont toujours situées très haut sur l'arc neural.

II. — ÉTUDE DES MUSCLES

Le premier anatomiste qui se soit occupé des muscles des chéloniens est WIEDEMANN; sa description pour la partie qui nous intéresse, est peu détaillée. Celle de CUVIER, beaucoup plus complète, semble basée surtout sur la dissection d'une *Chelonia*. Après lui, BOJANUS a publié une bonne monographie des muscles de l'*Emys* europeæ. MECKEL a étudié comparativement les *Emys*, les *Testudo* et les *Chelonia*; il est le premier à avoir souligné les différences entre les muscles du cou des différents types. OWEN reproduit presque textuellement le texte de BOJANUS, sans rien y ajouter de personnel. RATHKE a suivi en détail les transformations du système musculaire au cours de la croissance. Sa description, basée sur l'examen d'un grand nombre d'espèces, met

parfaitement en lumière les phénomènes de régression des muscles dorsaux des chéloniens, corrélativement à l'apparition de la carapace. HOFFMANN a synthétisé les résultats des auteurs précédents mais ne paraît pas avoir ajouté de nouvelles notions. GADOW a fait une courte étude des muscles de la queue. Tout récemment enfin, OGUSHI a étudié très complètement le *Trionyx japonicus*.

Dans toutes ces études, squelette et muscles sont envisagés isolément, aucune relation n'est cherchée entre la disposition de l'un et de l'autre. L'innervation, exception faite pour la monographie d'OGUSHI et quelques rares données d'HOFFMANN, n'est pas considérée, ce qui conduit parfois à des erreurs notables d'interprétation. Enfin, au lieu de rechercher d'abord quels sont les grands groupes auxquels appartiennent les muscles étudiés, on s'obstine à les comparer, d'emblée, à d'autres muscles évolués soit des oiseaux, soit des mammifères. Cette manière de faire, qui ne tient pas compte des adaptations si différentes de la musculature épisomatique de ces vertébrés, n'a eu comme résultat que de compliquer inutilement la nomenclature de ces muscles.

Nos dissections ont porté sur les espèces suivantes :

Cryptodira	Testudo marginata.
Pleurodira	Sternotherus sp.
	Pelomedusa galeata Schœpff.
Trionychoïdea	Trionyx triunguis Forskail.

Nous avons donc pu comparer les trois sous-ordres des Thecophora.

Notre étude nous permet de classer de la manière suivante les muscles de l'épisome de ces animaux :

RÉGION THORACO-LOMBAIRE.

M. dorsalis.

RÉGION CERVICALE.

Système du longissimus	M. testo-cervicalis lateralis.
— — — —	M. testo-capitis lateralis.
— — — —	Mm. transversarii obliqui cervicis.
— — — —	M. transversarius cervicis.
— — — —	Mm. intertransversarii dorsales cervicis.
Système du transverso-spinalis.	M. testo-cervicalis medialis.
— — — —	M. testo-capitis medialis.
— — — —	M. cervico-capitis medialis.
— — — —	M. cervico-hyo-capitis.
— — — —	Mm. articulo-neurales.
— — — —	Mm. interneurales.
— — — —	Mm. suboccipitales.
— — — —	M. atlanto-epistropheo-capitis.
— — — —	M. atlanto-capitis.

RÉGION CAUDALE.

Système du longissimus	M. testo-coccygeus.
— — — —	M. longissimus caudæ.
Système du transverso-spinalis.	M. transverso-spinalis caudæ.
— — — —	Mm. interspinales et interneurales.

§ I. RÉGION THORACO-LOMBAIRE

M. dorsalis.

Du canal collatéral vertébral aux zygapophyses postérieures C^{8/7} ou C⁸.

Pelomedusa. — Ce muscle occupe la majeure partie du canal collatéral vertébral que nous avons décrit sur les côtés des corps vertébraux du dos (fig. 17). Il com-

mence, très mince, au niveau de la quatrième côte et de la troisième dorsale et se dirige en avant en s'élargissant de plus en plus, recevant des fibres qui viennent des faces latérales des lames des deuxième et première dorsales, ainsi que de la face dorsale des trois premières côtes. Lorsqu'il sort du canal collatéral, il forme une masse triangulaire assez épaisse, qui donne très vite naissance à deux forts tendons. Ceux-ci se fixent sur les apophyses articulaires postérieures C⁷ et C⁸ et entrent là en relation avec les muscles interneuraux de ces vertèbres (fig. 19).

Variations. — La disposition est à peu près identique chez *Pentonyx*, mais, chez *Testudo*, le muscle dépasse peu en arrière la deuxième côte. Chez *Trionyx*, ce muscle est moins développé; il s'étend cependant plus loin en arrière, car nous avons pu le suivre, comme OGUSHI, jusqu'à la septième vertèbre dorso-lombaire. Il se termine en avant, par un seul faisceau, sur le côté interne de la zygapophyse postérieure C⁸. Dans l'ensemble des chéloniens, ce muscle offre peu de variations, mais il présente, chez les jeunes, des dispositions intéressantes qui ont bien été mises en valeur par RATHKE (89, p. 156-159).

Cet auteur a constaté que, chez les individus très jeunes dont la carapace n'est pas encore développée, le muscle court tout le long du tronc, recouvrant les extrémités proximales des côtes et les arcs des vertèbres dorso-lombaires. Un simple fascia le sépare, dorsalement, de la peau. En avant, il a la même insertion que chez l'adulte mais en arrière, il passe sur les apophyses transverses sacrées et se prolonge sur la queue. Une grande partie des fibres musculaires va, sans interruption, d'une extrémité à l'autre. D'autres fibres s'attachent en passant aux plus longues côtes, si bien que le muscle paraît se

dégrader en dehors. Une telle disposition a été trouvée par RATHKE chez différents groupes de chéloniens : *Cryptodira paludina*, *Chelonida*, *Trionychoidea*. Seuls, les jeunes *Testudo* avaient un muscle déjà réduit.

Au cours du développement, ce muscle se raccourcit d'arrière en avant; ce fait coïncide avec l'apparition dans le fascia dorsal, des plaques moyennes de la carapace,

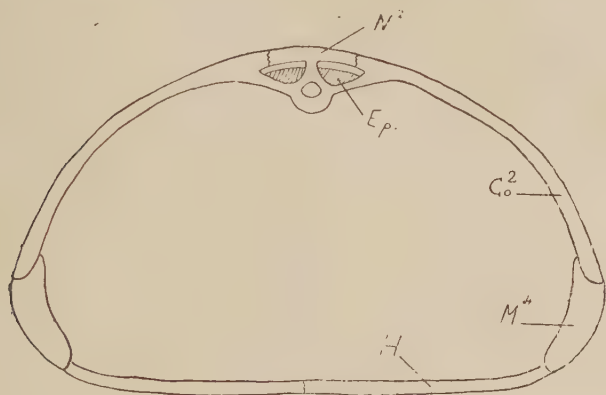


Fig. 17. — Coupe transversale du thorax de *Sternotherus* sp., au niveau de D^2 , $\times 1$.

N^2 , deuxième plaque neurale; — Co^2 , deuxième plaque costale; — M^4 , quatrième plaque marginale; — H , hyoplastron; — $Ep.$, m. dorsalis, logé dans le canal collatéral vertébral.

d'extension du dos devenant dès lors impossible. Ce raccourcissement est plus ou moins fort suivant les genres. Le muscle atteint D^7 chez les *Chelonida* et les *Trionychoidea*; chez les tortues paludines, cryptodères ou pleurodères, son extrémité postérieure oscille entre D^4 et D^7 ; chez les tortues terrestres, elle régresse jusqu'à D^2 .

En dedans du muscle dorsalis, RATHKE (p. 155) a encore trouvé, chez les individus très jeunes, des *Mm. interspinales*. Ce sont de petits muscles, pairs, étendus entre les parties supérieures de deux arcs neuraux consécutifs,

ou, quand elles existent, entre deux apophyses épineuses. Ces muscles se trouvent de la première dorsale aux vertèbres sacrées. Ils sont recouverts par le fascia dorsalis. Au cours de la croissance, les plaques neurales apparaissent et se soudent aux apophyses épineuses ; les muscles interépineux disparaissent alors et on n'en trouve plus trace chez l'adulte.

Innervation. — Le muscle dorsalis est innervé par les rameaux dorsaux des nerfs dorso-lombaires qui lui correspondent. Très petits, ces rameaux pénètrent dans le muscle où ils se ramifient d'emblée ; ils abandonnent, chez le Trionyx, un petit filet sensitif pour la peau qui recouvre la carapace. Les deux faisceaux terminaux du dorsalis sont innervés par les branches internes des septième et huitième nerfs cervicaux.

Action. — Lorsque les deux muscles se contractent simultanément, cas des cryptodères, il en résulte une extension des deux dernières cervicales sur la colonne dorsale et, par suite, la sortie de la tête de dessous la carapace. Au contraire, chez les pleurodères, la contraction du muscle doit être unilatérale ; elle entraîne la flexion latérale du cou et, par conséquent, contribue soit à la rentrée, soit à la sortie de la tête, suivant le côté qui se contracte et la position initiale de la colonne.

Valeur morphologique. — Le muscle dorsalis a reçu de nombreuses appellations : longissimus dorsi (BOJANUS, HOFFMANN et OWEN), épineux du dos (CUVIER), épineux et long extenseur du dos (MECKEL), sacrospinales (RATHKE), spinalis dorso-lumbalis (OGUSHI). Aucun de ces noms ne nous paraît bon, car ils incitent à homologuer le muscle avec des parties définies de la grande masse de l'épisme. Or il semble bien que ce muscle n'appartienne à

aucun système particulier, son innervation par tout le nerf dorsal tend à le prouver. Il représente, à notre avis, tout ce qui ne s'est pas atrophié dans la musculature dorsale; mais il va de soi qu'il n'a rien à faire avec l'ilio-costalis. On ne peut guère dire que ces faisceaux restants soient plutôt du longissimus que du transverso-spinalis; aussi avons-nous adopté le nom de muscle dorsalis qui ne préjuge en rien de sa valeur.

Il est visible que c'est au rôle qu'elle joue dans les mouvements du cou que la partie antérieure du muscle doit de s'être conservée. Or, nous avons fait remarquer que cette partie restante était beaucoup plus étendue chez les tortues marines (Chelonida) et fluviatiles (Trionychoïdea) que chez les tortues de marais (cryptodères ou pleurodères), et chez celles-ci que chez les tortues terrestres. Evidemment, c'est le genre de vie dans des milieux différents qui doit être cause de cette différente évolution. Les mouvements du cou sont probablement plus agiles, plus vifs chez les tortues aquatiques (la rapidité avec laquelle se détend le cou des Trionyx est citée partout); ils le sont moins chez les paludines; ils le sont moins encore chez les tortues terrestres dont chacun connaît la lenteur des mouvements. De là, le plus grand développement du muscle dorsalis chez les premières, le moindre chez les dernières.

§ 2. RÉGION CERVICALE

a) *Système du longissimus*. — Groupe des muscles *testo-cervicalis lateralis* (HOFFMANN) et *testo-capitis lateralis*.

De la carapace au crâne et aux apophyses transverses des vertèbres cervicales antérieures.

Quoique décrits isolément par les auteurs, les deux muscles qui précèdent doivent être étudiés ensemble. Ils se présentent suivant trois types, qui correspondent aux trois grandes catégories que le mode de mouvement du cou permet de distinguer chez les chéloniens.

1° Chez les Chelonidæ, les deux muscles existent, le *testo-capitis lateralis* naît de la face inférieure de la carapace, en arrière du bord antérieur, et assez en dehors de la ligne médiane ; il se porte presque directement en avant et se termine sur l'angle postéro-externe du crâne, exactement sur le pariétal et le squamosal. Le *testo-cervicalis lateralis* se fixe sur la carapace au voisinage du précédent et, très étroit, va se terminer sur l'apophyse transverse de C¹.

2° Type des pleurodères (*Pelomedusa*, *Sternotherus*) : il y a un muscle unique dont la très large origine s'étend sur : *a*) la face inférieure de la plaque nuchale dans sa partie externe ; *b*) la face inférieure des deux premières plaques costales ; *c*) le bord antérieur de la première côte.

Oblique en avant et en dedans, le muscle détache de son bord interne cinq faisceaux charnus qui se terminent par des tendons sur les apophyses transverses C^{1/5}. Le faisceau terminal du muscle, très étroit, s'engage sous les muscles sous-occipitaux et s'insère sur le bord postérieur de la fosse temporale, (opisthotique ou squamosal ?) Ce dernier faisceau représente le muscle *testo-capitis lateralis*, les cinq autres forment le muscle *testo-cervicalis lateralis* proprement dit. Chez le *Pentonyx* décrit par RATHKE, l'insertion se faisait uniquement sur C^{1/4} ; le faisceau crânien manquait.

3° Type des cryptodères : chez ceux-ci (*Emys*, *Terrapene*, *Testudo*, *Trionyx*), l'un comme l'autre des deux

muscles manquent. RATHKE (p. 161) dit cependant que, chez eux, le *testo-cervicalis lateralis* existe, mais n'atteint pas la carapace et se porte des sixième et septième cervicales aux vertèbres antérieures. Nos dissections nous permettent d'affirmer qu'il ne s'agit plus là du même muscle, mais de ces faisceaux que nous décrivons plus loin sous le nom de *transversarius cervicis*. HOFFMANN, qui a suivi la description de RATHKE, répète son assertion sans remarquer qu'il a déjà étudié ces faisceaux, sous le nom de *transversalis cervicis*, quelques lignes plus haut (p. 81). Il décrit donc en deux endroits différents une même formation.

Bref, chez les *Chelonidæ*, phanéroderes, il existe deux muscles distincts; chez les pleuroderes, le *testo-cervicalis lateralis* prend un développement énorme, le *testo-capitis lateralis* étant à peine indiqué; chez les crypto-deres, l'un comme l'autre de ces muscles fait défaut.

Innervation. — Chaque faisceau du muscle de la pélo-méduse reçoit la branche de bifurcation externe d'un des six premiers nerfs dorso-cervicaux. Cette branche, qui se sépare de l'interne presque dès la naissance du nerf, parvient au muscle en passant entre les intertransversaires dorsaux et les intertransversaires obliques.

Action. — Le *testo-cervicalis lateralis* est, par excellence, le muscle de la flexion latérale du cou, tandis que le *testo-capitis lateralis* fléchit latéralement la tête en lui imprimant un léger mouvement de rotation.

Valeur morphologique. — Les deux muscles que nous venons d'étudier sont décrits isolément par tous les auteurs. Il est cependant très net, à notre avis, qu'ils forment un même ensemble : leur origine sur la carapace est juxtaposée; leur innervation est, au moins chez les

pleurodères, effectuée par des nerfs homologues ; enfin la disposition que nous avons observée chez *Pelomedusa* permet d'assister à un cas où ils sont presque totalement réunis. Cette identité, incontestable, des deux muscles,

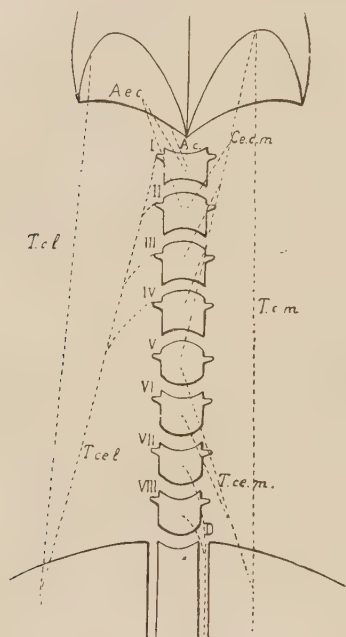


Fig. 18. — Schéma des principaux muscles de la nuque d'un chélonien.

D., m. dorsalis provenant du canal collatéral vertébral ; — *T. ce. m.*, m. testo-cervicis medialis ; — *T. c. m.*, m. testo-capitis medialis ; — *T. ce. l.*, m. testo-cervicis lateralis ; — *T. c. l.*, m. testocapitis-lateralis ; — *Ce. c. m.*, m. cervico-capitis medialis ; — *A. c.*, m. atlanto-capitis ; — *A. e. c.*, m. atlanto-epistropheo-capitis.

nous permettra de les interpréter plus facilement.

Le testo-cervicalis lateralis a été appelé splenius du cou par CUVIER et scalène postérieur par RATHKE et MECKEL. Il est cependant clair qu'il n'a rien à faire avec le groupe des scalènes, qui appartient à l'hyposome, l'innervation le montre. Ce n'est pas non plus un splenius car ce nom doit être réservé à un muscle spino-transversaire que l'on ne trouve que chez les mammifères. Le meilleur nom, à notre avis, est celui que donne HOFFMANN et nous l'avons adopté. Quant au testo-capitis lateralis (premier muscle de la tête de CUVIER), RATHKE et MECKEL l'appellent splenius capitis. C'est encore un nom qui a le tort de préjuger de

ses homologues mammaliennes. Nous avons adopté le nom d'HOFFMANN, testo-capitis, et l'avons précisé par le mot lateralis.

Comment peut-on, dans leur ensemble, envisager ces

deux muscles? Leur innervation et leur situation, montrent qu'ils représentent les faisceaux les plus longs, donc les plus superficiels, de la masse musculaire externe de l'épisome cervical. Ils appartiennent par suite au système du longissimus et, à ce titre, peuvent être comparés, mais non absolument homologués, aux transversaire du cou, petit complexus et splenius des mammifères, aux longissimus capitis des autres Reptiles et des Oiseaux. Ce qui est plus intéressant, et que cependant nul auteur n'a aperçu, c'est l'adaptation spéciale de ce système musculaire aux mouvements du cou suivant les groupes considérés. Chez les pleurodères en effet, où les mouvements de latéralité du cou sont dominants, le muscle testo-cervicalis lateralis prend un développement énorme que l'on ne retrouve que chez eux. Il est à remarquer de plus qu'il s'attache sur les vertèbres de la moitié antérieure de la colonne, au niveau et en avant de l'axe de mouvement qui est C⁵. Chez les cryptodères, les mouvements latéraux du cou n'existant plus, le muscle fait défaut. Chez les Chélonées, phanérodères à cou peu allongé, c'est la partie céphalique du muscle qui est devenue prédominante, aux dépens de la portion cervicale très réduite : on retombe sur une disposition analogue à celle de la majorité des sauriens.

Mm. transversarii obliqui cervicis et *M. transversarius cervicis*.

Obliquement, des zygapophyses antérieures aux apophyses transverses de la 2^e vertèbre en avant et, pour les derniers, à la tête.

Pelomedusa. — Les muscles transversaires obliques sont représentés par trois faisceaux qui s'attachent en

arrière, par un tendon aplati, sur la crête que nous avons décrite à la base des zygapophyses antérieures de C^{8-6} . Obliques en avant et en dehors, ces faisceaux contourment la face externe des arcs neuraux pour se terminer, par trois forts tendons, sur les apophyses transverses C^{6-4} . Ces tendons s'unissent à ceux du *testo-cervicalis lateralis*. En avant de ces muscles, trois faisceaux, absolument analogues comme origine et direction, se détachent des zygapophyses antérieures C^{5-3} ; ils se réunissent en un corps charnu qui se termine, par deux tendons, sur la base de la zygapophyse antérieure C^2 et sur l'occipital latéral. Ce muscle est le *transversarius cervicis*.

Trionyx. — Il y a quatre muscles transversaires obliques très nettement indiqués et dont chacun a une double origine. Le premier naît des apophyses articulaires C^8 et C^7 et se termine sur l'apophyse transverse C^5 . Le second va de C^{7-6} à C^4 , le troisième de C^{6-5} à C^3 , le quatrième C^{5-4} à C^2 . Ces muscles présentent la même obliquité que chez *Pelomedusa*. Sur ses exemplaires, Ogushi décrit un cinquième muscle, identique et plus antérieur, allant à C^1 ; nous ne l'avons pas trouvé. De plus, cet auteur décrit séparément les faisceaux longs et les faisceaux courts, sous les noms d'articulo-transversales longi et breves. Sur notre exemplaire, cette séparation n'existait pas et, au lieu de quatre muscles longs et quatre courts, il n'y avait que quatre muscles, à deux chefs chacun.

Innervation. — Chez *Pelomedusa*, le nerf de ces muscles se détache du rameau dorsal externe avant sa pénétration dans le *testo-cervicalis lateralis*. Chez *Trionyx*, il se détache du nerf du *cervico-hyo-capitis*.

Action. — Ce sont de courts fléchisseurs latéraux du

cou et de la tête. Leur obliquité les fait, en plus, rotateurs du même côté.

Valeur morphologique. — Les muscles transversaires obliques se rencontrent, d'une façon constante, dans la partie moyenne du cou de tous les chéloniens. Ils sont plus ou moins longs suivant les espèces : nous avons vu qu'ils s'étendaient sur quatre vertèbres chez *Pelomedusa*; chez *Testudo*, ils ne s'étendent que sur trois et, chez *Trionyx*, les uns et les autres faisceaux coexistent. Mais la partie antérieure de ce groupe présente des variations très grandes suivant les auteurs. Cela tient à ce que, dans cette région antérieure, et par suite de la présence de la tête, les faisceaux isolés se sont plus ou moins réunis en muscles spéciaux. C'est ainsi que, tantôt l'on a un muscle antérieur qui, né des premières vertèbres va au crâne et correspond probablement au complexe de CUVIER, d'OWEN et de BOJANUS, tantôt ce muscle s'arrête à l'apophyse transverse de l'atlas réalisant le transversalis cervicis d'HOFFMANN et BOJANUS, tantôt les deux dispositions coïncident. Enfin la question est encore rendue plus complexe par ce fait que, comme nous l'avons dit plus haut, on a attribué (RATHKE) au testo-cervico-lateralis des faisceaux de ce muscle, tandis que d'autres auteurs (MECKEL) le confondaient avec les intertransversaires et les interneuraux en une masse commune.

Retenons seulement qu'il existe là une couche profonde de muscles obliques, isolés en arrière, mais soudés en avant en un tout complexe qui va à l'atlas ou à la tête. Cet ensemble fait partie de la grande masse du longissimus dont il représente la couche profonde, et il offre avec la couche superficielle des relations assez intimes pour que l'on puisse dans certains cas (cryptodères)

hésiter si les muscles appartiennent à l'une ou à l'autre de ces deux couches.

Mm. intertransversarii dorsales cervicis.

D'une apophyse transverse à l'autre.

Pelomedusa. — Les faces latérales des vertèbres sont unies par une série de muscles aplatis mais assez épais. Certaines de leurs fibres naissent des apophyses transverses, mais la majeure partie d'entre elles s'attache, au-dessous de ces apophyses, sur la face latérale des corps vertébraux. Quelques fibres superficielles sautent une ou même deux vertèbres. Ce système commence, très mince, entre D⁴ et C⁸. Il acquiert tout son volume à partir de C⁸ et s'étend ainsi jusqu'à l'occipital.

A priori, il semblerait que ces muscles fussent ventraux, mais l'innervation démontre qu'il n'en est pas tout à fait ainsi. En effet, chaque nerf rachidien traverse chaque muscle et, dans son épaisseur, se divise en ses deux branches dorsale et ventrale; celle-ci innerve la presque totalité du muscle; la branche dorsale se bifurque de suite en ses deux rameaux externe et interne et ce dernier envoie un petit filet à la partie supérieure du muscle.

Il existe donc, chez *Pelomedusa*, un système de muscles intertransversaires dorsaux, étendu du crâne à la première dorsale, mais très réduit et intimement fusionné avec le système des muscles ventraux adjacents. Ce n'est pas là un fait isolé car plus d'une fois, dans cette région limite de l'épisome et de l'hyposome qu'est le flanc des vertèbres, les deux musculatures se soudent (anoures, mammifères).

D'autres chéloniens ont-ils des intertransversaires dorsaux? Nous ne les avons pas trouvés chez *Testudo*, *Pen-*

tonyx, ni Trionyx. HOFFMANN qui décrit les intertransversaires, ne parle pas de leur innervation. OGUSHI décrit toute la masse intertransversaire comme ventrale.

b) *Système du transverso-spinalis*. — *M. testo-cervicalis medialis*.

De la plaque nuchale aux zygapophyses postérieures des vertèbres cervicales postérieures, sauf de C⁸.

Pelomedusa. — Ce muscle s'attache à la face inférieure de la plaque nuchale, non loin de la ligne médiane et à quelque distance du bord antérieur de cette plaque; une crête limite sa ligne d'insertion. Il donne naissance à trois petits faisceaux charnus, obliques en avant et en dedans, qui vont s'insérer, par trois tendons, sur les arcs neuraux C⁶⁻⁴. Chaque tendon se fixe sur la face dorsale de l'apophyse articulaire postérieure, en s'unissant intimement avec le tendon des articulo-neurales sous-jacents.

Variations. — Ce muscle est à peu près identique chez les autres tortues, mais son insertion cervicale varie: il s'attache à C⁶⁻⁵ chez Pentonyx, à C⁷⁻³ chez Testudo et chez Trionyx, à C⁵⁻³ chez Chelonia (RATHKE). Quant à son origine, elle ne change guère et on doit seulement remarquer, avec MECKEL, qu'elle est beaucoup plus antérieure chez les Chélonées que chez les autres espèces. Les faisceaux du muscle peuvent s'individualiser plus ou moins: c'est ainsi que RATHKE a cru devoir décrire comme un muscle spécial, le faisceau destiné à C⁷ chez Terrapene et quelques Trionyx; une telle séparation est inutile à notre avis.

Innervation. — Ce muscle est innervé, chez Pelomedusa, par les branches terminales du rameau interne des cinquième, sixième et septième nerfs dorso-cervicaux, chez

Trionyx par le rameau interne des huitième et neuvième nerfs.

Action. — Chez les pleurodères, le muscle fléchit latéralement la moitié de la colonne cervicale située en arrière du centre de mouvement représenté par C⁵. On conçoit donc que la rétraction latérale du cou sera effectuée essentiellement par ce muscle pour les vertèbres C⁷⁻⁵, tandis que le *testo-cervicalis lateralis* de l'autre côté rétractera les cinq vertèbres antérieures. Chez les cryptodères, l'impossibilité de la flexion latérale des dernières vertèbres doit faire que les deux muscles droit et gauche agissent simultanément : quand la tête est sortie, leur contraction amorce la rétraction qu'effectue surtout le grand muscle rétracteur ventral. Quand la tête est rentrée, la cinquième cervicale, centre de mouvement du cou, se trouve loin en arrière du bord antérieur de la carapace ; le muscle est alors oblique en bas et en arrière : sa contraction fait sortir la tête en attirant en avant les vertèbres postérieures. Chez les phanéro-dères, le muscle n'agit plus que comme un transversaire épineux, dont il a la direction.

Valeur morphologique. — La plupart des auteurs (RATHKE, BOJANUS, MECKEL) ont considéré ce muscle comme le représentant des longs interépineux du cou et l'ont appelé *spinalis cervicis*. CUVIER l'homologue, en partie, au long postérieur du cou des oiseaux. WIEDEMANN l'appelle simplement *protrahens colli*, HOFFMANN *testo-cervicalis*, OGUSHI *cortico-cervicalis*. La position de ce muscle, ses insertions juxta-épineuses, son innervation, en font évidemment la couche superficielle des muscles internes.

Quant à dire s'il appartient plutôt au type du *spinalis*

ou à celui de l'articulo-spinalis, il est difficile de se prononcer. Si l'on veut cependant remarquer qu'il n'y a jamais de longs interépineux chez les reptiles à vertèbres mobiles et que ces muscles ne se montrent que chez les oiseaux et les mammifères, il semblera plus probable que le testo-cervicalis medialis soit, comme sa direction en fait du reste une présomption, un articulo-spinalis. Dans un cas comme dans l'autre, d'ailleurs, son insertion sur la carapace, c'est-à-dire sur une formation dermique, en fait un muscle nettement aberrant des types classiques.

M. testo-capitis medialis.

De la plaque nuchale au crâne, le long de la ligne médiane.

Testudo. — C'est un petit muscle aplati et étroit, occupant la partie superficielle de la nuque, très près de la ligne médiane. Il s'attache en arrière à la face inférieure de la plaque nuchale, juste au-devant du muscle précédent. Se portant directement en avant il arrive à la face supérieure du crâne et se termine en grande partie dans le fascia temporal, donc, par l'intermédiaire de celui-ci, sur le pariétal ; quelques fibres s'arrêtent sur la crête occipitale.

Variations. — Chez *Terrapene* et *Emys* (RATHKE), le muscle est à peu près identique, mais son insertion postérieure est tout à fait confondue avec celle du testo-cervicalis medialis. Chez les *Chelonidæ*, il est court, épais et fort ; il atteint le pariétal en avant. Chez les *Pleurodira* et les *Trionychoidea*, il fait défaut.

Innervation. — Ce muscle reçoit plusieurs filets des branches internes des nerfs dorso-cervicaux après que celles-ci ont innervé le testo-cervicalis medialis en arrière, le cervico-capitis medialis en avant.

Action. — C'est essentiellement un extenseur et un rétracteur de la tête.

Valeur morphologique. — Ce muscle a été interprété de diverses façons. BOJANUS et OWEN le considèrent comme le splenius capitis ; CUVIER comme une partie du long postérieur du cou dont le muscle précédent formerait l'autre partie ; RATHKE comme le trapèze ; MECKEL y voit aussi le trapèze quand il décrit les Chéloniens (t. V, p. 236), mais plus loin, à propos des oiseaux, (t. VI, p. 9), il se rallie à l'idée de CUVIER ; WIEDEMANN l'appelle digastrique de la nuque ; HOFFMANN testo-occipitis. De toutes ces dénominations aucune n'est absolument exacte et quelques-unes, comme celles de trapèze ou de splenius sont franchement mauvaises, puisque le muscle appartient nettement au système des muscles internes.

En ce qui a trait à sa valeur, remarquons d'abord que ce muscle, visiblement, n'est qu'un faisceau du testo-cervicalis medialis : la communauté, presque constante, de leurs insertions postérieures en est une des meilleures preuves. Cependant, seul, CUVIER a vu cette identité tandis que les autres auteurs le décrivaient à part. Ce muscle appartient donc au système du transverso-spinalis dont il représente un faisceau très long et profondément modifié. Allant directement de la région dorsale au crâne, il est, en quelque façon, comparable au long postérieur du cou des oiseaux et l'opinion de CUVIER est, en gros, plausible. Cette identité d'aspect dans les deux classes s'explique bien si l'on songe que le cou des cryptodères, comme celui des oiseaux, est un cou très mobile dorso-ventralement et à forte concavité dorsale. Mais on ne peut guère pousser plus loin la comparaison.

Faisceau du transverso-spinalis, le muscle testo-capitis

medialis ne se présente que chez les Cryptodira, pris au sens strict des taxinomistes actuels, c'est-à-dire les Chelonidæ, les Testudinidæ, et les Emydæ. Il fait défaut chez les Pleurodira, chose facile à concevoir, car il n'aurait, chez eux, joué aucun rôle. Mais il manque également aux Trionychoidea, malgré leur forte cryptodérie. Peut-être est-ce à la très grande longueur du cou de ces animaux qu'il faut attribuer cette absence?

M. cervico-capitis medialis.

Des apophyses épineuses cervicales antérieures au crâne.

Pelomedusa. — Ce muscle a la forme d'un triangle dont le sommet correspondrait à la cinquième apophyse épineuse et dont un des côtés longe la ligne médiane depuis cette apophyse jusqu'au crâne. L'origine se fait sur les apophyses épineuses C^2 à C^5 . S'étalant en éventail, le muscle arrive jusqu'au-dessus de la fosse temporale. Il s'insère sur l'aponévrose, très forte, qui recouvre cette fosse et, par son intermédiaire, se rend à la crête occipitale, au pariétal, au zygomatique et au squamosal.

Variations. — Ce muscle est à peu près identique chez tous les Pleurodira et les Cryptodira, à quelques détails près. C'est ainsi qu'il naît aussi de C^{2-5} chez Testudo, de C^{3-5} chez Emys et de C^{2-4} chez Pentonyx. Il serait, d'après MECKEL, beaucoup plus faible chez les Chelonidæ que chez les tortues terrestres ou palustres. Chez les Trionychoidea, ce muscle est représenté par la majeure partie du cervico-hyo-capitis que nous décrirons à part.

Innervation. — Elle est réalisée par les quatre filets terminaux des rameaux internes des nerfs dorso-cervicaux 2 à 5.

Action. — Muscle fixateur de la tête sur les vertèbres

cervicales antérieures, il étend la tête en arrière ou la fléchit latéralement, selon que sa contraction est bilatérale ou non.

Valeur morphologique. — WIEDEMANN et CUVIER regardent ce muscle comme le splenius de la tête, tandis que MECKEL, OWEN et BOJANUS y voient l'homologue du digastrique de la nuque.

La situation et l'innervation du cervico-capitis medialis en font la partie superficielle de la masse musculaire interne; il correspond donc à peu près au transversospinalis capitis des mammifères et des crocodiliens, aux faisceaux de renforcement du digastrique de la nuque des Oiseaux. Cependant, il est certain que ses attaches, sa direction et son action ont une grande ressemblance avec celles du splenius capitis des mammifères. Or, nous verrons que ce dernier muscle appartient à la série externe. Ainsi, dans deux classes différentes, deux muscles, d'origine différente, peuvent prendre, par adaptation à une même fonction, un aspect identique. Cela montre à quel point les homologies musculaires sont difficiles à interpréter.

M. cervico-hyo-capitis (OGUSHI).

Des apophyses épineuses antérieures au crâne, aux deuxième et troisième copules hyoïdiennes et à la deuxième corne hyoïdienne.

Ce muscle, très curieux, est absolument propre aux Trionychoïdea. Chez Trionyx triunguis, il naît par quatre faisceaux des apophyses épineuses C³⁻⁶. Ces faisceaux s'unissent en un corps aplati, dont les fibres les plus internes vont directement en avant, longeant la ligne médio-dorsale, tandis que les fibres les plus externes

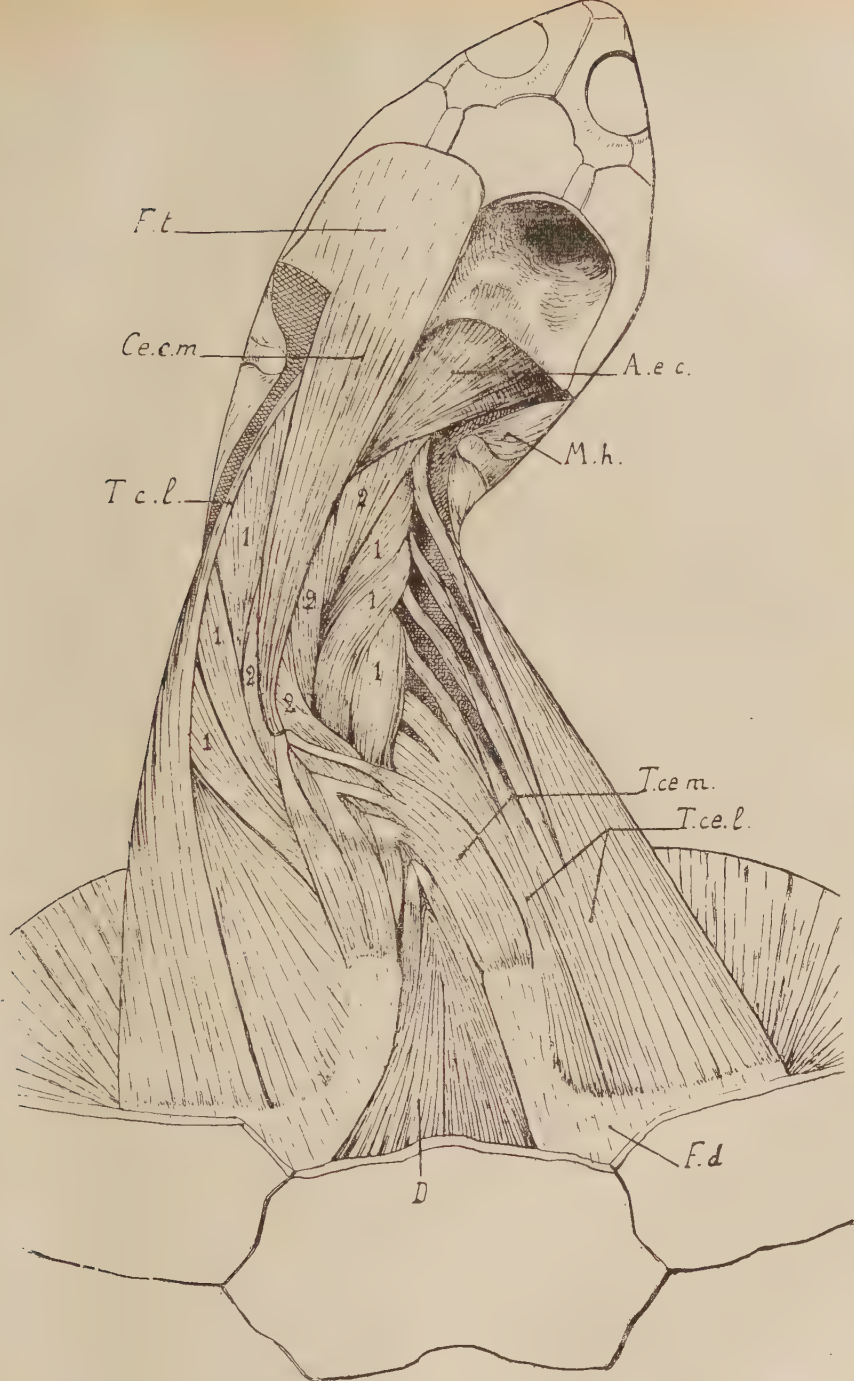


Fig. 19. — Vue dorsale du cou de *Pelomedusa galeata*, $\times 1 \frac{1}{3}$. La plaque nuchale, les premières plaques costales et la partie antérieure des deuxièmes ont été enlevées.

D., m. dorsalis ; — F. d., fascia dorsalis ; — T. ce. l., m. testo-cervicis lateralis ; — T. ce. m., m. testo-cervicis medialis ; — M. h., musculature hyoïdienne ; — A. e. c., m. atlanto-epistropheo-capitis ; — F. t., fascia temporalis ; — Ce. c. m., m. cervico-capitis medialis, enlevé du côté droit ; — T. c. l., m. testo-capitis lateralis ; — 1, série des Mm. transversarii obliqui cervicis ; — 2, série des Mm. articulo-neurales.

vont obliquement en bas et en dehors, recouvrant la face latérale du cou. L'ensemble se termine par trois chefs : le chef dorsal, formé par des fibres venues de C^{3+4} et une partie de C^5 , va se jeter dans l'aponévrose temporale et, par l'intermédiaire de celle-ci, aboutit à l'occipital supérieur, au pariétal et au squamosal. Le chef latéral, né de C^6 et en partie de C^5 , contourne le côté du cou, et s'insère sur les deuxième et troisième copules hyoïdiennes ; avant son tiers antérieur, il est traversé d'une intersection fibreuse. Le chef profond, né au-dessous des précédents, de C^4 et de C^5 , s'insère sur la deuxième corne de l'hyoïde.

Innervation. — Tout le chef dorsal et la partie du chef latéral située en arrière de l'intersection fibreuse, sont innervés par les rameaux terminaux des nerfs dorsaux C^{1+5} . La partie antérieure du chef latéral et le chef profond sont innervés par les branches ventrales de C^2 et C^3 et le grand hypoglosse.

Valeur morphologique. — L'innervation et les insertions montrent que, visiblement, ce muscle est fait de deux parties, l'une ventrale, l'autre dorsale, fusionnées ; l'intersection qui traverse le chef latéral et marque la limite de ses deux innervations serait une trace de la duplicité primitive. La formation d'un muscle si bien différencié, aux doubles dépens de l'épisome et de l'hyposome, est un fait unique chez les Vertébrés ; elle est en effet bien différente de celle des intertransversaires ou de l'ilio-lombaire des anoures. La partie épisomatique du muscle (chef dorsal et deux tiers postérieurs du latéral) répond très probablement au cervico-capitis medialis des autres chéloniens : elle en a l'origine, la situation et presque totalement la terminaison. La partie hyposomatique dérive probablement des muscles hyoïdiens, vu ses

attaches et son innervation par l'hypoglosse. Les raisons d'une disposition si spéciale doivent peut-être être cherchées dans le grand développement de la musculature hyoïdienne des Trionychoidea ; cette musculature aurait alors emprunté aux muscles du voisinage des faisceaux de renforcement.

Mm. articulo-neurales.

Obliquement des zygapophyses antérieures aux zygapophyses postérieures de la 2^e vertèbre en avant.

Pelomedusa. — Au nombre de huit, ces muscles naissent de l'apophyse articulaire antérieure d'une vertèbre, se dirigent obliquement en dedans, en haut et en avant, et se terminent sur la zygapophyse postérieure et la partie voisine de l'arc neural de la 2^e vertèbre en avant. Le premier muscle va de C³ à C¹, le dernier de D² à C³.

L'indépendance de ces muscles n'est complète que pour quelques-uns. C'est ainsi que les faisceaux aboutissant aux zygapophyses postérieures de C⁶⁻⁵⁻⁴ sont tout à fait unis avec les insertions aux mêmes endroits, du testo-cervicalis medialis. De plus, les deux muscles les plus antérieurs sont presque complètement soudés, sur tout leur trajet, aux interneurales correspondants.

Trionyx. — Il n'y a que quatre muscles, mais ils sautent une vertèbre de plus ; le premier va de C⁵ à C², le dernier de C⁵ à C⁵.

Innervation. — Ces muscles sont innervés par la branche du nerf dorsal qui se rend au testo-cervicalis medialis, pour les muscles postérieurs, et au cervico-capitis medialis (au cervico-hyo-capitis chez Trionyx) pour les muscles antérieurs.

Action. — Elle est exactement l'inverse de celle des transversarii obliqui cervicis, qui, nés du même point, se dirigent obliquement en bas au lieu d'en haut. Ils sont fléchisseurs latéraux et, de plus, tournent la tête du côté opposé.

Valeur morphologique. — Ces muscles sont passés sous silence par tous les classiques, malgré leur existence incontestable. Seul OGUSHI, qui les nomme articulo-crurales longi, les décrit chez le Trionyx. Leur obliquité en avant et en dedans, leurs attaches sur les apophyses articulaires antérieures en arrière, sur le sommet de l'arc neural ou la zygapophyse postérieure qui lui est adjacente en avant, nous indiquent nettement leur signification. Ce sont des faisceaux du transverso-spinalis relativement peu modifiés. Leur soudure partielle avec le testo-cervicalis medialis sus-jacent et les interneurales sous-jacents atteste l'origine commune de tout cet ensemble.

Mm. interneurales.

Entre les arcs neuraux des vertèbres successives.

Pelomedusa. — Ce sont des muscles courts, assez épais, logés dans la profonde excavation que présente la face dorsale des arcs neuraux. Ils naissent de toute la face dorsale de l'arc qu'ils recouvrent et s'insèrent, en avant, sur le bord postérieur de l'arc de la vertèbre antérieure. Au nombre de huit, ils recouvrent toute la colonne cervicale, le dernier allant de D¹ à C⁸, le premier de C² à C¹. Nous avons déjà dit que les trois premiers étaient soudés aux articulo-neurales adjacents.

Trionyx. — Ils forment les muscles cervico-spinales laterales breves d'OGUSHI. On peut, à l'exemple de cet auteur, y distinguer deux faisceaux ; l'un interne, ana-

logue à tout le muscle de *Pelomedusa* ; l'autre externe, qui naît, une vertèbre plus loin, de la face externe de l'apophyse articulaire antérieure, puis s'unit à la portion interne pour partager son insertion ; ce faisceau externe saute donc une vertèbre. Ces muscles s'étendent de C^3 à C^1 , mais les deux faisceaux sont tout à fait soudés sur les trois derniers. Le plus antérieur de ces muscles prend un aspect spécial. Il naît de l'arc neural de C^2 (faisceau interne) et des apophyses articulaires antérieure et transverse de C^3 (faisceau externe). Il s'insère par un tendon plat sur l'apophyse latérale de C^1 . OGUSHI a cru devoir le décrire à part sous le nom de *rectus lateralis*.

Innervation. — Tous ces muscles sont innervés par le rameau interne de chaque nerf dorso-cervical ; ce rameau croise leur côté externe.

Valeur morphologique. — Ces muscles représentent la couche profonde, intervertébrale, de la série interne. S'étendant exclusivement d'un arc à l'autre, ils sont bien interneuraux ; ils sont aussi quelque peu interarticulaires. L'absence presque totale d'apophyses épineuses interdit de les appeler, avec HOFFMANN, interspinales. Le *rectus lateralis* d'OGUSHI appartient, visiblement, à cette série, bien que ses insertions aient été en partie rejetées en dehors par suite de l'apparition des muscles sous-occipitaux. Le nom de *rectus lateralis* doit lui être enlevé, le *rectus lateralis* étant, typiquement, un muscle ventral.

Mm. suboccipitales.

Des apophyses épineuses C^{1-2} au plancher de la fosse temporale.

Pelomedusa. — Le muscle *atlanto-epistropheo-capitis* (atlanto-epistropheo-occipitis d'HOFFMANN), s'attache sur

la face latérale de l'apophyse épineuse C^2 et sur la ligne médio-dorsale de l'arc neural C^1 ; étalé en éventail, il va s'insérer sur le bord postérieur du plancher de la fosse temporale, c'est-à-dire sur l'occipital latéral, l'opisthotique et un peu le squamosal.

Le muscle *atlanto-capitis* (atlanto-occipitis d'HOFFMANN) est un petit muscle triangulaire couché sous le précédent. Il naît de la face dorsale de l'arc neural C^1 et s'insère sur l'exoccipital et la partie interne de l'opisthotique; il s'étend donc moitié moins loin en dehors que le précédent.

Variations. — La disposition est la même chez les autres pleurodères et chez les cryptodères. Chez Trionyx, la musculature suboccipitale se complique : le muscle atlanto-epistropheo-capitis est divisé en deux parties, correspondant à ses deux vertèbres d'origine. Le faisceau atloïdien (muscle atlanto-opisthoticus d'OGUSHI) va à l'opisthotique et C^1 présente pour son origine, une forte apophyse épineuse. Le faisceau axoïdien (muscle epistropheo-squamosus dorsalis d'OGUSHI) va au squamosal et un peu à l'opisthotique. Le muscle atlanto-capitis (atlanto-exoccipitis d'OGUSHI) a à peu près les mêmes attaches que chez Pelomedusa.

Innervation. — Chez Pelomedusa, la branche interne du rameau dorsal de C^1 traverse l'atlanto-capitis qu'il innerve et se termine dans le second muscle.

Valeur morphologique. — La plupart des auteurs (OWEN, BOJANUS, WIEDEMANN) ont considéré ces deux muscles comme représentant le premier, le grand droit postérieur, le second, le petit droit postérieur et leur ont donné ces noms. Il est évident que les muscles sous-occipitaux des Chéloniens ont avec ces deux muscles beau-

coup de points de ressemblance. Mais, ici aussi, cette comparaison ne peut être poussée trop loin et il est probable que les deux muscles que nous étudions contiennent en puissance non seulement les deux droits postérieurs des mammifères, mais encore leurs deux obliques. Envisagés à un point de vue plus général, ils représentent les faisceaux les plus antérieurs du système profond des muscles internes et se rattachent au type des interneuraux, que la présence de la tête n'a que peu modifié.

§ 3. RÉGION CAUDALE. — *M. testo-coccygeus* (HOFFMANN).

De la plaque pygale et des apophyses transverses sacrées aux zygapophyses postérieures des vertèbres caudales antérieures.

Large et mince, ce muscle recouvre toute la moitié antérieure de la queue d'où il diverge pour s'étaler, à droite et à gauche, sous la carapace. Son origine se fait, chez *Pelomedusa*, sur la face inférieure de la plaque pygale dans sa partie externe, sur l'ilion et sur les apophyses transverses du sacrum. Convergeant en arrière et en dedans, les fibres vont s'insérer sur les apophyses articulaires postérieures des vertèbres caudales antérieures. Chez *Trionyx*, l'origine de ce muscle (muscle *arrector caudæ* d'OGUSHI) se fait sur la face inférieure de la huitième plaque costale, sur le lobe caudal cutané et, un peu, dans le canal collatéral vertébral au niveau des huitième et neuvième côtes. L'insertion, tendineuse, correspond à celle de *Pelomedusa* et ne dépasse pas la quatrième caudale.

L'innervation est assurée par les filets externes des nerfs dorsaux.

M. longissimus caudæ (OGUSHI).

Des apophyses transverses sacrées et caudales antérieures aux zygapophyses postérieures des vertèbres caudales postérieures.

Pelomedusa. — D'abord caché sous le précédent, ce muscle est, dans toute son étendue, logé dans la gouttière qui sépare les apophyses articulaires des apophyses transverses. Il naît, en avant, sur les apophyses transverses du sacrum et la région voisine de l'ilion. Plus loin, il naît des apophyses transverses des vertèbres caudales jusqu'à la moitié de la queue. Obliques en arrière et en dedans, ses fibres s'attachent sur les apophyses articulaires postérieures des vertèbres caudales. A partir du milieu de la queue, ce muscle prend le type demi-conique, tel que nous l'avons vu pour les sauriens : c'est dire qu'il est formé d'une série de faisceaux métamériques triangulaires, excavés sur leur face ventrale. Le sommet du triangle, antérieur, s'insinue sous le faisceau précédent, ses deux angles postérieurs s'attachent l'un sur l'apophyse articulaire postérieure, l'autre sur l'apophyse transverse.

Trionyx. — Le muscle est plus simple ; né des côtes sacrées, du ligament ischio-coccygien et des apophyses transverses des six premières caudales, il s'insère sur les apophyses articulaires postérieures des vertèbres caudales, en arrière de la cinquième.

Comme le précédent, ce muscle est innervé par les rameaux externes.

Sous le longissimus, existe une couche de *Mm. intertransversarii caudæ*. Il nous a semblé que ces muscles étaient totalement ventraux, mais nous ne pouvons l'affirmer.

M. multifidus caudæ (OGUSHI).

Des apophyses épineuses aux apophyses transverses.

Situé en dedans du précédent, ce muscle est composé de fibres qui naissent sur les apophyses épineuses du sacrum et des vertèbres caudales antérieures. Obliques en arrière et en dehors, elles vont se fixer sur la base des apophyses transverses des vertèbres suivantes; elles sont uni, bi, ou trimétamériques. Le muscle s'entremêle de fibres tendineuses dès le début de la queue. On ne peut le suivre plus loin que la moitié de l'organe chez *Pelomedusa*, mais il va jusqu'à l'extrémité chez *Trionyx* et *Pentonyx*. Sous ce muscle, dans la partie antérieure de la queue, on peut distinguer des *Mm. interspinales* et *interneurales*, mal différenciés.

Tous ces faisceaux sont innervés par la branche interne des rameaux dorsaux.

Valeur morphologique des muscles caudaux. — Le rapport qui pouvait exister entre les muscles de la queue et le type général de la musculature dorsale n'a été vu que par OGUSHI. BOJANUS et RATHKE avaient confondu en un extensor caudæ unique, tous les muscles dorsaux. MECKEL a distingué un extenseur et un abducteur dorsal qu'HOFFMANN a appelés : testo-coccygeus et ilio-sacro-coccygeus, et GADOW : levator caudæ et ilio-sacro-caudalis. Mais ce n'est qu'OGUSHI qui a vu que ce second muscle appartenait au système du longissimus; il est resté muet pour le premier. Or, l'étude du testo-coccygeus nous montre que, lui aussi, appartient au même système; il représente la partie proximale du longissimus : son innervation est la même et ses insertions sur les apophyses épineuses des premières caudales prolongent

tout à fait en avant celles du longissimus proprement dit. Mais ses origines se sont modifiées considérablement : elles se sont transportées sur la carapace et, de plus fortement étendues en dehors.

Le longissimus de *Pelomedusa* nous présente cette particularité curieuse de revêtir, en arrière, ce type demi-conique que nous avons si souvent observé chez les autres reptiles. Gadow a cependant opposé la musculature dorsale de ceux-ci à celle des chéloniens qu'il caractérise par la disparition complète du type métamérique et des septa (69, p. 368). Le cas de *Pelomedusa* rappelle la disposition archaïque.

Quant au multifidus, Ogushi est le seul qui l'ait vu et il l'a interprété à sa juste valeur.

Dans l'ensemble toute cette musculature caudale est donc bien réduite. C'est que la queue ne joue plus de rôle dans la locomotion, même chez les espèces aquatiques. Il est probable que, si elle existe encore, c'est parce qu'elle supporte le cloaque qui, par suite de l'existence du plastron, a dû émigrer en arrière. Les muscles qui la meuvent sont destinés uniquement à la rentrer ou à la sortir de la carapace.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

Cette étude nous montre que les muscles de l'épisme des chéloniens peuvent être, sans trop de difficultés, ramenés au type général des autres tétrapodes ; mais nous avons constaté à quel point leur adaptation à la structure si particulière du corps les avait modifiés et éloignés de l'aspect ordinaire des muscles des reptiles.

La soudure des vertèbres thoraco-lombo-sacrées et

l'immobilité consécutive de cette région, ont amené la régression de la partie correspondante des muscles dorsaux. Seuls, se sont conservés ceux qui, par leurs relations avec la colonne cervicale, avaient encore une raison d'exister : tout le reste a disparu. Les recherches de RATHKE qui ont montré que ces muscles étaient beaucoup moins atrophiés chez les très jeunes individus que chez les adultes, sont une preuve que, dans ses grandes lignes, le développement de ces muscles se fait d'une manière identique à celui des autres vertébrés : les muscles revêtent d'abord le type normal, reptilien, et ne prennent que secondairement le type chélonien.

Au cou, les deux grands systèmes du longissimus et du transverso-spinalis se retrouvent. Mais les différents faisceaux ont acquis une différenciation très grande, bien plus forte que chez tous les autres reptiles, même que chez les crocodiliens. C'est que les tortues ont un cou très nettement individualisé et qui, par une sorte de compensation à la fixité du tronc, est doué d'une grande mobilité. Plusieurs auteurs ont écrit que les muscles de la nuque des chéloniens faisaient une sorte de passage à ceux des oiseaux. Cette proposition n'est pas juste à notre avis. La différenciation des faisceaux musculaires, la courbure en S du cou chez les deux types, entraînent bien une ressemblance, mais celle-ci est superficielle et due à l'adaptation du cou de l'un et l'autre à une grande mobilité. Les courbures ne sont pas identiques en réalité et l'étude des muscles des oiseaux nous montrera que, la plupart du temps, ce sont d'autres faisceaux qui s'individualisent chez eux.

Si l'on s'en tient à l'examen des longs muscles du cou, on voit que leur principale caractéristique, chez les ché-

loniens, est leur origine sur la carapace. Comment celle-ci peut-elle s'expliquer? Elle est facile à comprendre en ce qui a trait aux faisceaux qui s'attachent sur les plaques costales, celles-ci se développant, originellement, aux dépens du périoste des côtes, elles-mêmes en relation avec les premiers myoseptes. Mais il n'en est plus de même quand on considère les insertions sur la plaque nuchale ou la plaque pygale, c'est-à-dire des plaques qui se développent dans le derme, indépendamment du squelette axial. RATHKE (89, p. 162) a remarqué que, chez les jeunes, les muscles qui devaient s'attacher sur ces plaques se terminaient sur l'aponévrose dorsale. Quand la plaque apparaît dans le derme, elle entre en relation avec cette aponévrose et s'annexe les muscles qui s'y fixaient. On pourrait penser que ces origines primitives des muscles longs sur l'aponévrose dorsale rappellent les attaches originelles des fibres musculaires sur les myoseptes. Il ne faut cependant pas perdre de vue que les insertions des muscles se font très souvent sur leurs aponévroses de recouvrement.

L'origine sur la carapace étant admise, la systématisation des longs muscles de la nuque s'explique facilement. Les muscles longs de la série du longissimus s'adaptent plus particulièrement à la flexion latérale du cou. Aussi sont-ils développés au maximum chez les pleurodères, absents, ou du moins réduits, chez les autres. Les muscles longs de la série du transverso-spinalis s'orientent en deux masses par rapport à la vertèbre C^3 ou centre de mouvement. La masse située en arrière de cette vertèbre est essentiellement protractrice du cou; c'est le muscle par excellence des cryptodères. La masse située en avant de C^3 passe au service des mouvements de la tête,

concurrentement avec les muscles sous-occipitaux. L'influence du mode de mouvement du cou sur la disposition des faisceaux musculaires est donc très nette. Il n'y a rien d'étonnant à cela.

Peut-on conclure de cette étude que tel ou tel type de chélonien est plus primitif que les autres? Nous ne le croyons pas : tous les chéloniens, Pleurodira comme Cryptodira, se montrent comme très évolués et ayant des muscles parfaitement adaptés à leurs fonctions. Nous ferons seulement remarquer que les Trionychoidea, malgré leur peau molle, apparaissent comme encore plus différenciés que les autres Cryptodira, plus éloignés par conséquent du type primitif. Différents détails tirés de l'anatomie de ces animaux avaient d'ailleurs déjà fait énoncer cette proposition.

ARTICLE V. — CROCODYLIA

Ce petit groupe de reptiles ne diffère pas essentiellement, dans les grandes lignes de son épisome, du groupe des Autosauri. Les principales différences s'observent au niveau de la nuque. En effet les crocodiliens actuels sont pourvus d'une tête puissante portée par un cou relativement long. Il en résultera la différenciation de muscles nombreux et forts, spécialement adaptés aux mouvements de cette tête.

I. — ÉTUDE DU SQUELETTE

La colonne vertébrale comprend un assez grand nombre de vertèbres que l'on peut diviser en cervicales, dorso-lombaires, sacrées et caudales. Celles-ci sont toujours amphiœles chez les crocodiles du trias ou du jurassique.

A partir du néocomien, elles deviennent procœles. On a fait remarquer qu'il était possible que cette évolution de la colonne fut liée au passage de la vie exclusivement marine que paraissent avoir menée les teleosauridæ à la vie, semi-aquatique semi-terrestre, des crocodiles plus récents qui ont abandonné la mer et vivent dans les fleuves ou les marécages, venant fréquemment à terre (L. VIALLETON). Il faut cependant ajouter que la première caudale est biconvexe d'où s'en suit que la deuxième sacrée est opisthocœle. Cette disposition indique que la première caudale constitue pour la queue un centre important de mouvement (cf. avec le sacrum des anoures et la vertèbre médiane du cou des *Chelonia cryptodera*).

Vertèbres dorso-lombaires. — Elles sont au nombre de dix-sept et s'étendent jusqu'à la limite craniale du cœlome. Leurs têtes articulaires sont arrondies au lieu d'être transversalement allongées comme chez les Autosauri et un disque intervertébral s'interpose dans l'articulation. Les apophyses épineuses sont hautes et larges, bien marquées. Elles augmentent de longueur jusqu'à D' où finit la courbure nuchale, puis elles diminuent légèrement jusqu'au sacrum. De D' à D⁴, elles sont en rétroversion assez marquée ; celle-ci décroît ensuite peu à peu et les quatre ou cinq dernières vertèbres ont leurs apophyses épineuses perpendiculaires. Les apophyses articulaires antérieures forment une petite saillie qui prolonge en avant la base de l'apophyse transverse ; elles regardent en haut et en dedans, et un peu en arrière. Les zygapophyses postérieures prolongent en arrière la base de l'arc neural, mais celui-ci ne présente pas de vraie apophyse aliforme. Les quatre premières dorso-lombaires ont chacune deux apophyses transverses. L'apophyse

transverse supérieure (diapophyse d'OWEN, epapophyse de BAUR) naît de l'arc neural. L'apophyse transverse inférieure (parapophyse d'OWEN, diapophyse de BAUR) naît du corps vertébral sur D^{1-2} , de la base de l'arc neural sur D^{3-4} . Les côtes s'unissent avec l'apophyse transverse supérieure par leur tubérosité, avec l'inférieure par leur tête. Comme les deux premières côtes n'atteignent pas le sternum, beaucoup d'auteurs considèrent les deux premières vertèbres dorso-lombaires comme cervicales. Mais L. VIALLETON a montré (30) que c'étaient de vraies vertèbres dorsales et que le cœlome s'étendait au-dessous d'elles.

A partir de la cinquième vertèbre, l'apophyse transverse supérieure existe seule. Elle est devenue longue et remarquablement large. Son extrémité présente deux facettes, l'une antérieure, l'autre postérieure. Les deux saillies de la côte qui répondent à ces deux facettes sont généralement considérées comme en représentant la tête et la tubérosité. Les cinq ou six dernières vertèbres dorso-lombaires ont exactement le même type que les autres, mais sont dépourvues de côtes ou en ont seulement des vestiges ; en conséquence, on les décrit souvent à part comme lombaires. Leur nombre est variable même dans l'intérieur d'une seule espèce.

Vertèbres cervicales. — Elles sont au nombre de sept, puisque nous en avons séparé les huitième et neuvième vertèbres que l'on y rattache habituellement. L'atlas est muni d'une paire de côtes courtes et obliques en bas et en arrière. En avant de lui on trouve, sur la face dorsale de la colonne, une pièce osseuse, impaire, assez large, qui est interprétée tantôt comme un pro-atlas (ALBRECHT) tantôt comme un segment détaché de l'arc neural de

l'atlas (GADOW). L'axis a une large apophyse épineuse, il possède aussi une côte dont le trajet est parallèle à celui de la côte atloïdienne, mais elle naît par deux racines. Sur les cinq autres vertèbres cervicales les apophyses épineuses vont augmentant de longueur d'avant en arrière ; les trois premières sont en légère antroversion, la quatrième est perpendiculaire, la dernière en rétroversion ; les côtes de ces vertèbres présentent des caractères spéciaux. Chacune d'elles naît, comme au niveau des quatre premières dorsales, par deux racines qui s'unissent à deux apophyses transverses, l'une supérieure, l'autre inférieure. Après un court trajet en dehors, la côte s'infléchit brusquement en arrière. Ces segments antéro-postérieurs des côtes trois à sept sont imbriqués les uns sur les autres et forment par leur accollement une pièce osseuse longitudinale qui fournit une solide attache aux muscles du cou. Par contre, elle s'oppose à une grande amplitude des mouvements de latéralité : de là, la grande raideur du cou des crocodiliens, partout signalée.

Vertèbres sacrées. — Au nombre de deux, elles s'articulent avec l'ilion par leurs apophyses transverses. Le corps de la première est concave en avant, plan en arrière ; celui de la seconde, plan en avant, concave en arrière.

Vertèbres caudales. — Elles sont très nombreuses : trente-quatre à quarante ou même plus (GADOW). Comme l'appendice caudal lui-même, elles sont comprimées latéralement. Les apophyses épineuses, hautes, sont en rétroversion. Les apophyses transverses, peu marquées, sont situées au milieu de la vertèbre et naissent de l'union de l'arc neural avec le corps. Elles disparaissent dès le second tiers de la queue alors que les apophyses épi-

neuses ne font défaut que tout à fait à la fin de l'organe.

Considérée dans son ensemble, la colonne dorso-lombaire forme une légère voûte à concavité ventrale, s'étendant du sacrum à D⁴. Cette voûte est élastique puisqu'il y a des disques intervertébraux. Elle est néanmoins très résistante ce qu'indique la forme en coin des vertèbres. Elle est très peu mobile : la flexion dorsale y est impossible ; la flexion latérale est à peine marquée vu la grande largeur des apophyses transverses qui se touchent presque et c'est là une très grosse différence d'avec la colonne des sauriens où la flexion latérale jouait un si grand rôle. Seule, la flexion verticale existe et encore limitée. De la quatrième dorsale à l'atlas, il s'étend une courbure cervicale bien marquée, à concavité dorsale. A ce niveau, ce sont les mouvements de flexion dorsale qui prédominent, car la vertèbre est en coin inversé, à base inférieure. La flexion latérale est très réduite par suite de l'imbrication des côtes trois à cinq. La flexion ventrale est nulle. Au niveau de la queue par contre, la mobilité devient très grande : flexion ventrale et latérale, torsion, y sont très étendues. Seule la flexion dorsale est impossible.

Ainsi tout le tronc des crocodiles forme un soutien solide, à peu près indéformable, servant de point d'appui aux extrémités, à la tête et à la queue.

II. — ÉTUDE DES MUSCLES

Les muscles du dos des crocodiles sont beaucoup mieux connus que ceux des autosauriens, probablement parce que la grande taille de ces animaux facilitait d'autant leur dissection. BUTTMANN, RATHKE et surtout HAIR ont publié des monographies où le système musculaire de

l'épisome est décrit avec suffisamment de précision. Dans les traités d'anatomie comparée, CUVIER et MECKEL s'étendent aussi sur ce sujet. La description d'OWEN semble être la traduction de celle de CUVIER, et celle d'HOFFMANN n'est qu'une mise au point des études antérieures.

Tous les travaux qui précèdent concordent suffisamment dans leurs divers détails pour que l'on puisse se faire une bonne vue d'ensemble des muscles de l'épisome des Crocodilia. Seules, les interprétations sont différentes.

Nos dissections personnelles portent sur deux individus jeunes :

Famille des Crocodilidæ . . . Crocodilus palustris.
 — — — — — Alligator mississippiensis Daud.

La répartition des muscles de l'épisome est la suivante :

RÉGION THORACO-LOMBAIRE.

Système de l'ilio-costalis. . . .	M. ilio-costalis dorsi.
— du longissimus	M. longissimus dorsi.
— — — — —	Mm. intertransversarii dorsales.
— du transverso-spinalis.	M. tendino-articularis dorsi.
— — — — —	M. articulo-spinalis dorsi.
— — — — —	M. spino-articularis dorsi.
— — — — —	M. neuro-spinalis dorsi.
— — — — —	Mm. interarticulares.
— — — — —	Mm. interspinales.

RÉGION CERVICALE.

Système de l'ilio-costalis. . . .	M. ilio-costalis cervicis.
— du longissimus	M. longissimus cervicis.
— — — — —	M. longissimus capitis superficialis.

Système du longissimus . . .	M. longissimus capitis profundus.
— du transverso-spinalis.	M. transverso-spinalis capitis.
— — —	— — — cervicis
— — —	Mm. interneurales cervicis.
— — —	Mm. suboccipitales.
— — —	M. atloïdo-capitis.
— — —	M. epistropheo-capitis.
— — —	M. spino-capitis posticus.

RÉGION CAUDALE.

Système du longissimus	M. longissimus caudæ.
— du transverso-spinalis.	M. transverso-spinalis caudæ.

§ 1. RÉGION THORACO-LOMBAIRE. — Dans toute cette région, les muscles sont recouverts d'un fascia qui leur adhère étroitement et auquel ils envoient, en maintes places, des fibres tendineuses. D'autre part, ce fascia adhère au derme dans sa partie qui correspond au longissimus.

a) *Système de l'ilio-costalis.* — *M. ilio-costalis dorsi.*

Large muscle couvrant toute la partie latérale du dos et cloisonné métamériquement par les myoseptes et les côtes.

Ce muscle présente absolument les mêmes caractères que chez *Lacerta* auquel nous renvoyons par conséquent pour sa description. Les myoseptes qui le traversent sont très minces mais complets; chacun d'eux a, comme pour le lézard, une obliquité telle que son bord superficiel (sous-cutané) est à un espace intercostal en arrière de son bord profond (caudal).

En avant, le muscle, très rétréci, s'arrête sur la septième côte cervicale. En arrière, il s'amincit à partir de la dernière côte, et son segment terminal, très étroit,

aboutit au sommet de l'ilion auquel il se fixe en majeure partie, tandis que quelques fibres, devenues tendineuses,

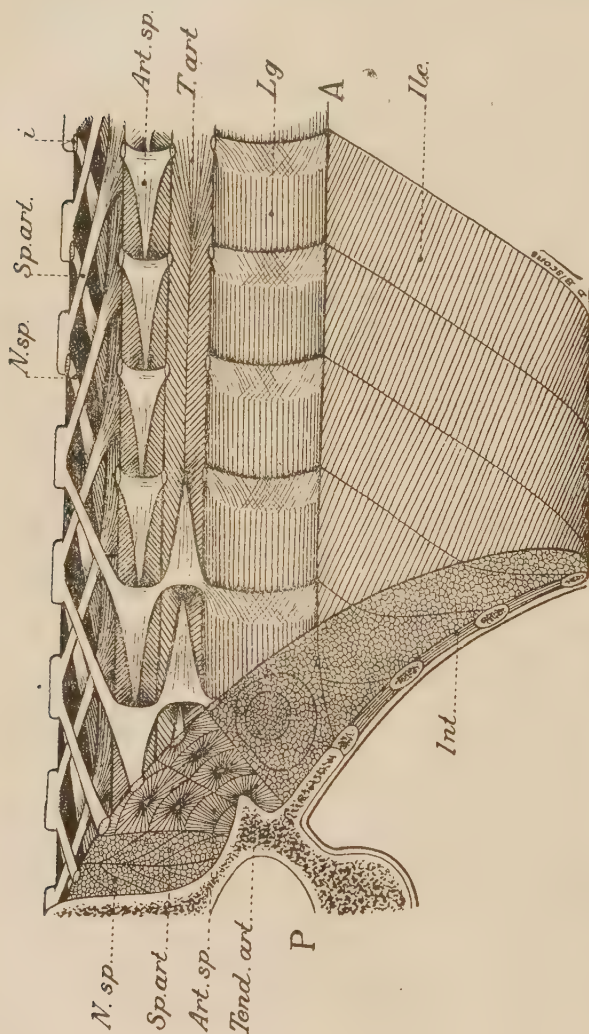


Fig. 20. — Vue latérale et coupe du dos de *Crocodilus palustris*, demi-schématique, $\times 1,5$.

Il. c., m. ilio-costalis; l'obliquité caudale des côtes fait, qu'au niveau de la coupe, plusieurs cases sont intéressées; — *Lg.*, m. longissimus, dont la forme conique est visible sur la coupe; — *T. art.*, m. tendino-articularis; les 4 faisceaux les plus antérieurs ont été enlevés; — *Art. sp.*, m. articularis; les tendons des 4 premiers faisceaux ont été enlevés; — *i.*, leur insertion sur les apophyses épineuses; — *Sp. art.*, m. spino-articularis; — *N. sp.*, m. neuro-spinalis; — *Int.*, m. intercostales (hyposome); — *A.*, côté cranial; — *P.*, côté caudal.

se jettent dans le longissimus. Ce segment terminal du muscle correspond aux vertèbres lombaires et ne présente que deux myoseptes.

Innervation. — Le nerf dorsal externe, qui chemine dans la cloison de séparation de ce muscle et du longissimus lui envoie un gros rameau.

L'action de l'ilio-costalis semble être plutôt de fixer les côtes que de fléchir latéralement le tronc.

Valeur morphologique. — L'identité de ce muscle avec l'ilio-costalis des autosauriens est assez nette pour que toute discussion à ce sujet soit superflue. CUVIER et OWEN ont bien vu ces faisceaux qu'ils appellent sacro-lombaire. MECKEL les confond avec les intercostaux externes et les isole mal du longissimus ; tout en les considérant comme un sacro-lombaire, il pense que leur partie externe correspond aux dentelés postérieurs des mammifères, hypothèse que l'étude de l'innervation repousse fermement. HAIR nomme et décrit l'ilio-costalis comme nous.

b) *Système du longissimus.* — *M. longissimus dorsi.*

Suite de faisceaux coniques emboîtés, à sommet postérieur, dont chacun se termine sur une apophyse transverse, sur les cloisons qui le séparent des muscles voisins et même sur ces muscles.

Ce muscle est fait d'une série de cônes emboîtés, logés dans un tunnel ostéofibreux que limitent : en bas, la face dorsale des apophyses transverses ; en haut, le fascia superficiel ; en dehors, une cloison intermusculaire fixée profondément sur les articulations costo-transversaires et séparant le muscle de l'ilio-costalis ; en dedans, une seconde cloison, fixée profondément sur la base des apophyses transverses et séparant le muscle du transversospinalis.

Les cônes du longissimus sont analogues à ceux de la queue des Lacertidæ (voir p. 133) ; leur sommet est pos-

térieur, leur base antérieure. Chacun d'eux a trois métamères de long et contient dans sa cavité le sommet du cône cranial à lui. Un très mince fascia entoure chaque cône ; au niveau du sommet, il semble disparaître et les fibres musculaires entrent en contact direct avec celles du cône engainant. Entre les faces au contact de deux cônes consécutifs, il y a d'ailleurs forte adhérence sur toute leur étendue, contrairement à ce que nous avons vu chez les autosauriens.

La base du cône est aponévrotique ; elle se fixe sur les quatre parois du tunnel ostéofibreux qui loge le longissimus : en bas, sur le bord caudal des apophyses transverses ; en dehors et en dedans, sur les deux cloisons interne et externe qu'elle renforce notablement. Du côté superficiel, cette base forme un V tendineux analogue à celui qui termine le longissimus des sauriens avec cette particularité que les fibres externes du V sont surtout la suite des fibres internes du muscle et inversement : il y a donc entrecroisement fibrillaire. Le faisceau tendineux externe (branche externe du V) se termine dans l'aponévrose de recouvrement du muscle, dans celle de l'ilio-costalis ainsi qu'à la face profonde de la peau. Le faisceau interne (branche interne du V) va également à l'aponévrose et à la peau, cependant qu'une partie de ses fibres se jette dans l'angle postéro-externe du triangle tendineux du muscle tendino-articularis.

Innervation. — Elle est faite par le nerf dorsal externe.

Action. — *A priori*, il semblerait que ce muscle fut, comme chez les sauriens, fléchisseur latéral de la colonne, sa contraction précédant et déterminant celles de l'ilio-costalis et du transverso-spinalis. Mais ce que nous avons

dit à propos du squelette tend plutôt à faire considérer ce muscle comme fixateur du tronc.

Valeur morphologique. — L'analogie de ce muscle avec le longissimus des sauriens a été vue par tous les auteurs. Mais HAIR lui rattache le muscle tendino-articularis et décrit ainsi le longissimus comme composé de deux séries de cônes, l'une à pointe antérieure, l'autre à pointe postérieure. L'innervation nous montrera que le tendino-articularis appartient au système du transverso-spinalis.

La principale différence entre le longissimus des Crocodilia et celui des Sauria est que ce muscle est vraiment conique chez les premiers alors que chez les seconds, à part le caméléon, il était fait de faisceaux se recouvrant en tuiles de toit. Mais il est douteux qu'il s'agisse là d'une disposition primitive, car la forme du cône, son mode d'insertion, son isolement des muscles voisins par des cloisons longitudinales sont autant de détails qui prouvent d'une structure autrement plus complexe.

Mm. intertransversarii dorsi.

Faisceaux courts, entre deux apophyses transverses consécutives.

Ce sont de petits faisceaux qui s'étendent entre les bords adjacents de deux apophyses transverses successives. Par leur face dorsale, ils se continuent avec les fibres profondes de chaque cône dont ils ne sont séparables qu'artificiellement. Le nerf dorsal externe, lorsqu'il vient de se séparer de l'interne, les traverse et les innerve. LICKLEY a écrit que les intertransversaires du dos se continuaient avec les intercostaux externes et étaient ventraux. Il existe, en effet, chez le crocodile, des intertransversaires ventraux, relégués au niveau du

sommet des apophyses transverses et continu avec les intercostaux externes. Mais les muscles dont nous parlons sont dorsaux par leur innervation et n'ont rien à faire avec les intercostaux ; ce sont des faisceaux à peine différenciés du longissimus.

c) *Système du transverso-spinalis*. — Beaucoup plus développé que chez les sauriens, ce système ne comprend pas moins de quatre séries musculaires longitudinales, orientées inversement les unes des autres et dans lesquelles se retrouve la disposition en amarre que nous avons constatée pour les lacertiliens.

M. tendino-articularis dorsi.

Suite de faisceaux obliques en avant et en bas, dont la base, aponevrotique, naît des deux muscles voisins, et dont le sommet, musculaire, s'insère sur une apophyse articulaire.

Ce muscle forme la partie externe du transverso-spinalis ; il est situé contre le longissimus dont le sépare la cloison déjà mentionnée. En dedans une autre cloison, fixée par sa base sur les apophyses articulaires, le sépare de l'articulo-spinalis. Vu par sa face superficielle, ce muscle apparaît comme une suite de triangles aponevrotiques aplatis, un par métamère, à pointe antérieure, à base postérieure. La base de chaque triangle diverge en deux branches, l'une externe qui reçoit les fibres du tendon interne du longissimus, l'autre interne qui reçoit les fibres d'un second triangle appartenant à l'articulo-spinalis. Le sommet, effilé, s'enfonce sous le triangle qui lui est antérieur et se dirige obliquement en bas et en avant. Par ses deux bords, il donne des fibres musculaires qui s'insèrent sur les deux cloisons qui limitent

latéralement le muscle ; les fibres musculaires terminales, issues de l'extrémité du tendon, s'attachent sur la base des apophyses articulaires.

Le muscle tendino-articularis est constitué par une série de faisceaux musculo-tendineux, chacun identique à celui que nous venons de décrire. Tous étant obliques en bas et en avant et longs de quatre métamères, ils sont imbriqués les uns sur les autres comme des tuiles de toit et une coupe transversale en rencontrera toujours quatre superposés.

Dans la partie tout à fait antérieure du thorax, la cloison de séparation d'avec l'articulo-spinalis disparaît et les deux muscles tendent à confondre leurs fibres charnues. Au niveau des lombes, le tendino-articularis augmente de volume : ses faisceaux musculaires prennent une forme de gouttière à concavité inférieure. Cette disposition s'exagère de plus en plus, la gouttière se refermant en entourant les faisceaux sous-jacents. On passe ainsi insensiblement à une structure conique que nous verrons bien réalisée au niveau du sacrum.

M. articulo-spinalis dorsi.

Des apophyses articulaires aux apophyses épineuses ; faisceaux obliques en avant et en dedans.

Ce muscle est situé en dedans du précédent et en dehors des deux suivants qu'il recouvre par ses tendons d'attache aux apophyses épineuses.

Il est formé de faisceaux charnus, longs de cinq métamères, qui naissent, comme chez les sauriens, de la cloison de séparation qui limite en dehors le muscle et du sommet des apophyses articulaires sous-jacentes. Obliques en haut et en avant, ces faisceaux aboutissent à

un tendon qui s'élargit de suite en un triangle tendineux qui recouvre la face superficielle du muscle. Son sommet, postérieur, reçoit les fibres musculaires. Sa base, antérieure, se divise en deux branches ; l'une externe, courte, qui s'unit à la branche interne du triangle du tendino-articularis ; l'autre, interne, longue, qui va obliquement en avant et en dedans, par dessus les deux muscles suivants, et s'insère sur le bord postérieur des apophyses épineuses.

L'ensemble de chaque faisceau musculo-tendineux, suivi d'une apophyse articulaire à une épineuse, s'étend sur 7 métamères. Nous ajouterons que chaque faisceau est aplati et non enroulé en cône et cela dans toute la longueur du tronc.

M. spino-articularis dorsi.

Des apophyses épineuses aux apophyses articulaires ; faisceaux obliques en avant et en dehors.

Situé en dedans du précédent et sous ses tendons épineux, il offre le même aspect que chez les autosauriens, mais il est beaucoup plus développé. Il naît de l'extrémité antérieure des apophyses épineuses par de forts tendons qui descendent obliquement en bas et en avant le long de quatre métamères. Ces tendons donnent des fibres musculaires, qui, mal distinctes de celles des muscles précédents et suivants, vont se terminer sur la partie interne des apophyses articulaires. La longueur totale de chaque faisceau, muscles et tendons, est de cinq métamères.

M. neuro-spinalis dorsi.

Des lames des arcs neuraux aux apophyses épineuses ; faisceaux obliques en avant en dedans.

Ce muscle, qui n'avait pas d'analogue chez les sauriens, est situé en dedans du précédent, contre la face latérale des apophyses épineuses. Il a exactement la même structure que le spino-articularis, mais en sens inverse. Ses tendons naissent du bord postérieur des apophyses épineuses au-dessous de l'insertion de ceux de l'articulospinalis; obliques en dehors, en bas et en arrière, ils disparaissent au bout de quatre espaces. Des bords et de l'extrémité de ces tendons s'échappent des fibres musculaires qui se terminent sur la face dorsale des lames de l'arc neural et sur les faces latérales des apophyses épineuses. La longueur totale est, comme pour le muscle précédent, de cinq métamères.

HAIR, sur l'alligator, donne à ce muscle sept métamères de long. Ce n'était pas le cas sur notre exemplaire qui était semblable au crocodile.

Mm. interarticales dorsi.

Entre les apophyses articulaires de deux vertèbres successives.

Assez forts, ces muscles vont d'une apophyse articulaire à l'autre et s'étendent tout le long du dos et des lombes. Un mince fascia les sépare des longs muscles sus-jacents.

Mm. interspinales dorsi.

Entre les apophyses épineuses de deux vertèbres successives.

HAIR, sur l'alligator, décrit ces muscles comme de minces faisceaux existant sur toute la longueur du dos. Nous ne les avons pas trouvés sur nos deux exemplaires, probablement parce que, vu leur jeune âge, ils étaient encore fusionnés avec les fibres du neuro-spinalis.

Innervation du transverso-spinalis. — Le nerf dorsal interne chemine dans la cloison de séparation du transverso-spinalis avec le longissimus et va se terminer dans le derme. En dedans, il envoie de nombreux filets destinés à tous les muscles du système du transverso-spinalis.

Action du transverso-spinalis. — Malgré leur direction différente, il est probable que les divers faisceaux longs qui constituent le transverso-spinalis agissent tous simultanément. La présence du tendino-articularis rend la continuité entre l'articulo-spinalis et le longissimus moins nette que chez les autosauriens, mais, pour ne plus se faire directement, la solidarité entre les deux muscles n'en existe pas moins. Les entrecroisements des divers plans musculaires donnent à leur contraction une énergie d'autant plus grande, et lorsque les deux transverso-spinalis, droit et gauche, sont tendus, toute la colonne dorso-lombaire présente la rigidité qui lui est nécessaire pour fendre l'eau sans fléchir sous la résistance qu'oppose celle-ci à l'avancement.

Valeur morphologique. — L'ensemble des muscles du transverso-spinalis a été nommé par CUVIER et MECKEL épineux du dos, mais ces auteurs n'ont pas spécifié la disposition des faisceaux. HAIR est le seul qui ait étudié celle-ci; il a trouvé les mêmes muscles que nous, mais les interprète différemment : le tendino-articularis est, pour lui, le faisceau externe du longissimus et il le décrit comme conique. L'articulo-spinalis est appelé par HAIR spinalis; il le considère aussi comme fait de cônes, tout en reconnaissant que cette disposition n'est bien marquée qu'à la partie antérieure de la queue. Le spino-articularis est le semi-spinalis de HAIR; le neuro-spinalis, son multifidus.

La comparaison avec les sauriens, et surtout les auto-sauriens, permet de bien se rendre compte de la valeur de ces muscles. Tout d'abord les muscles articulo-spinalis et spino-articularis sont nettement homologues aux deux muscles de même nom que nous avons décrits chez le lézard et il est bien visible que le spino-articularis n'a rien à faire avec un semi-spinalis, formation très caractéristique des mammifères, et dont la direction est exactement inverse. Quelle est la signification du tendino-articularis ? L'innervation de ce muscle nous fait rejeter l'idée de HAIR qui le rattachait au longissimus. C'est un faisceau du transverso-spinalis, incontestablement. Nous verrons du reste plus loin (p. 247) qu'à la queue ce muscle disparaît progressivement et arrive à se confondre avec le spino-articularis. C'est un muscle très curieux, absolument propre aux crocodiliens, qu'on pourrait tout au plus comparer à la couche superficielle qui, chez le caméléon, apparaît au-dessus des faisceaux habituels du transverso-spinalis. Sa disposition inverse par rapport au longissimus et à l'articulo-spinalis est peut-être destinée à permettre à ces deux muscles une plus grande indépendance de leurs mouvements respectifs. Quant au neuro-spinalis, ce n'est pas l'homologue du multifidus ; c'est une formation nouvelle qui s'est probablement différenciée aux dépens des fibres des interspinales. Sa présence fait que la disposition en amarre des tendons allant aux apophyses épineuses atteint chez le crocodile un maximum que l'on ne trouve chez aucun autre reptile, voire chez nul autre vertébré.

Nous avons expliqué précédemment comment une telle structure consolidait la statique de la colonne vertébrale.

§ 2. RÉGION CERVICALE. — Dans toute l'étendue de la nuque, un tissu celluleux lâche s'étend entre les muscles et la peau. Il n'y a plus nulle trace de ces adhérences qui rendent si difficile la dissection du dos et de la queue.

a) *Système de l'ilio-costalis*. — L'ilio-costalis dorsi, diminuant progressivement de largeur, arrive jusqu'à la septième côte cervicale où se termine son dernier faisceau. Ses trois dernières cases sont partiellement couvertes par le :

M. ilio-costalis cervicis.

Muscle continuant plus ou moins nettement le système de l'ilio-costalis jusqu'à la côte de l'atlas.

C'est un muscle triangulaire appliqué sur la face latérale de la nuque. Sa base, postérieure, recouvre l'extrémité de l'ilio-costalis dorsi, mais il n'y a aucune continuité entre eux. Son sommet se termine sur la première côte cervicale. Son bord dorsal repose sur les deux muscles longissimus capitis. Son bord ventral repose sur les extrémités des côtes et s'y attache.

Ce muscle est fait de six tranches musculaires que cloisonnent cinq myoseptes ; contrairement à ceux de l'ilio-costalis dorsi, ceux-ci sont obliques en bas et en avant. Dans chaque case, les fibres du muscle, légèrement obliques, vont d'un myosepte à l'autre. Par leur extrémité ventrale, les cinq myoseptes s'attachent sur les extrémités des côtes cervicales 7 à 2 et servent ainsi de tendons au muscle.

En avant de la première case musculaire, un tendon antérieur se termine sur la première côte. Par leur extrémité dorsale, les deux myoseptes postérieurs font suite

aux tendons externes des deux derniers faisceaux du longissimus dorsi. Les autres se terminent librement.

Innervation. — Chez le crocodile, chaque case de ce muscle est innervée par un filet nerveux qui se détache du nerf ventral juste après qu'il vient de se séparer du nerf dorsal. Chez l'alligator ce filet naît de la bifurcation même des deux nerfs.

Action. — Prenant point d'appui, par ses deux myoseptes postérieurs, sur les derniers faisceaux du longissimus dorsi, ce muscle, par sa contraction, tire en arrière les extrémités des côtes cervicales. Ce faisant, il fléchit un peu le cou latéralement. Il semble surtout agir pour fixer ses côtes et leur permettre d'être, à leur tour, un solide point d'appui pour les muscles qui les réunissent au crâne.

Valeur morphologique. — Ce muscle est considéré par CUVIER « soit comme un énorme développement des intertransversaires cervicaux, soit comme un cervical descendant ». HOFFMANN et HAIR en font un cervicalis ascendens, MECKEL le nomme le muscle ascendant de la nuque. La position de ce muscle, son attache aux côtes et la présence de myoseptes tendent en effet à le faire considérer comme le prolongement cervical de l'ilio-costalis. Mais cette interprétation soulève des objections : 1° la non continuité du muscle avec l'ilio-costalis dorsi ; 2° l'obliquité et le chevauchement inverse des myoseptes ; 3° son innervation par un nerf qui semble ventral.

Les deux premières de ces objections ne sont pas essentielles ; il est très possible que la mobilité du cou, qui apparaît brusquement au niveau de C⁷, ait entraîné une section de l'ilio-costalis et il semble que l'obliquité inverse des myoseptes cervicaux s'indique déjà sur les

trois premiers myoseptes du dos (voir fig. 21). L'objection de l'innervation est plus grave : si l'on remarque que, chez plusieurs tétrapodes, le nerf de l'ilio-costalis se détache de la bifurcation même du nerf spinal en branches ventrale et dorsale¹, on peut se demander si, dans le cas du crocodile, ce nerf né de la bifurcation, ne se serait pas accolé à la branche ventrale pendant quelques millimètres, avant de devenir libre. C'est cet accollement qui donnerait l'impression d'une naissance. La disposition de l'alligator prêche en faveur de cette manière de voir.

b) *Système du longissimus*. — *M. longissimus cervicis*.

Muscle couché sur la racine des apophyses transverses, qui prolonge le longissimus dorsi jusqu'à l'atlas ou l'axis.

Le longissimus dorsi garde sa structure jusqu'au niveau de la première côte dorsale. En avant de celle-ci, il se continue par un muscle triangulaire, couché sur la racine des apophyses transverses supérieures; c'est le longissimus cervicis. La partie interne de la face profonde du muscle envoie six tendons qui s'insèrent sur la base des apophyses articulaires cervicales C¹ à C⁶; le dernier faisceau s'attache sur l'atlas. Chez l'alligator, ce faisceau atloïdien fait défaut. Sur la face superficielle du muscle courent quelques intersections tendineuses très effacées.

Innervation. — Le nerf dorsal externe se sépare de l'interne presque aussitôt après la naissance du tronc dorsal commun; il envoie un rameau au longissimus cervicis.

1. Nous avons vu que, chez les poissons, le nerf du segment latéral de l'épisome se détachait de la branche ventrale; or ce segment latéral va justement donner l'ilio-costalis des tétrapodes.

Action. — Ce muscle est fléchisseur latéral de la colonne cervicale.

Valeur morphologique. — La naissance de ce muscle au-dessous du dernier cône du longissimus dorsi dont il continue la direction nous montre sa valeur. HAIR l'a aussi considéré comme étant la suite du longissimus et l'a appelé transversalis cervicis. MECKEL le nomme splenius colli; de même RATHKE qui semble confondre dans la même description les faisceaux du transverso-spinalis cervicis. HOFFMANN, qui reproduit la description de cet auteur, appelle le muscle : epistropheo-vertebralis, nom inexact, puisque nous avons vu que le dernier faisceau pouvait atteindre l'atlas.

M. longissimus capitis superficialis.

Des apophyses transverses du cou au squamosal.

C'est un muscle fusiforme, couché sur la face externe du longissimus cervicis dont on peut le séparer, mais logé dans la même gaine aponévrotique. Il naît de la face dorsale des apophyses transverses de D¹ à C³ chez le crocodile, C⁷ à C² chez l'alligator. Oblique en haut, en avant, un peu en dedans, il s'insère par un tendon aplati sur la face postérieure du squamosal.

Innervé par le nerf dorsal externe, il a pour action de fléchir latéralement la tête et, un peu, de la soulever.

Valeur morphologique. — Ce que nous venons de dire montre que ce muscle appartient au système du longissimus qu'il prolonge jusqu'à la tête. Il est homologue du muscle de même nom des autosauriens, mais bien réduit, peut-être par suite du développement énorme que prend le transverso-spinalis des Crocodilia. MECKEL, RATHKE, OWEN et HAIR appellent ce muscle trachelo-mastoïdeus ;

BUTTMANN le nomme splénius-capitis ; HOFFMANN, collo-squamosus. CUVIER hésite entre un cervical descendant et un petit complexus. Le nom de trachelo-mastoïdeus implique évidemment, dans l'esprit de ceux qui l'ont employé, une homologie avec le muscle des autosauriens auquel ils donnent le même nom et que nous avons dit être le longissimus profundus. Le faible volume du muscle chez les crocodiliens est la raison qui fait qu'on a méconnu sa valeur. L'examen des muscles du caméléon (fig. 12) montre cependant une disposition analogue à celle du crocodile. D'autre part, ce muscle ne peut être homologué d'une façon nette au petit complexus des mammifères. Il en a bien l'aspect, mais, représentant la partie superficielle des faisceaux céphaliques du longissimus, il est, génétiquement, homologue au splenius.

M. longissimus capitis profundus.

Des articulations costo-transversaires du cou à l'exoccipital.

Situé sous le précédent, ce muscle s'attache sur l'extrémité des apophyses transverses et la partie adjacente des côtes de D⁴ à C³. Il en résulte un gros corps charnu, qui se dirige en avant et se termine, par un tendon aplati latéralement, sur l'occipital latéral, en dehors, et non au-dessous comme dit HOFFMANN, du condyle articulaire. Une intersection tendineuse, oblique, traverse sa partie postérieure chez l'alligator.

Innervé par les nerfs dorsaux externes, ce muscle est, vu sa basse insertion, uniquement fléchisseur latéral de la tête.

Valeur morphologique. — Le nom que nous donnons à ce muscle montre que nous le considérons comme l'homologue du muscle de même nom des autosauriens. La

principale différence est que son insertion crânienne s'est déplacée vers le bas et a atteint le côté du trou occipital. Ce déplacement est peut-être dû à ce que tout le bord postéro-latéral du crâne est occupé par les énormes origines des muscles sterno-mastoïdeus et retractor mandibulae qui auraient repoussé en bas et en dedans l'insertion du longissimus profundus. MECKEL considère ce muscle comme un intertransversarius, mais il ne parle pas de son faisceau céphalique. RATHKE en fait un intertransversaire qui aurait absorbé le rectus lateralis. HOFFMANN l'appelle collo-occipitis. HAIR ne le nomme pas et le décrit comme appartenant au système de son cervical ascendant. CUVIER l'a probablement confondu avec ce dernier muscle, car il n'en fait pas mention.

c) *Système du transverso-spinalis*. — Comme chez les autosauriens, ce système comporte, à la nuque, trois divisions essentielles. D'abord un grand muscle qui couvre une partie de la nuque et va à la tête; puis un plan profond, diminuant rapidement, qui est la continuation cervicale des faisceaux du dos; enfin une série de muscles étalés des apophyses épineuses du cou au crâne et représentant, très agrandi et tripartite, le muscle suboccipitalis.

M. transverso-spinalis capitis.

Muscle qui prolonge la partie superficielle du transverso-spinalis dorsi jusqu'au bord postérieur de la voûte crânienne.

C'est un très gros muscle qui est plié, parallèlement à sa longueur, en un angle dièdre. Sa face inférieure, concave, recouvre une partie de la nuque. Sa face supérieure présente deux versants : l'un externe, recouvert par la

peau ; l'autre interne, appliqué contre le versant iden-

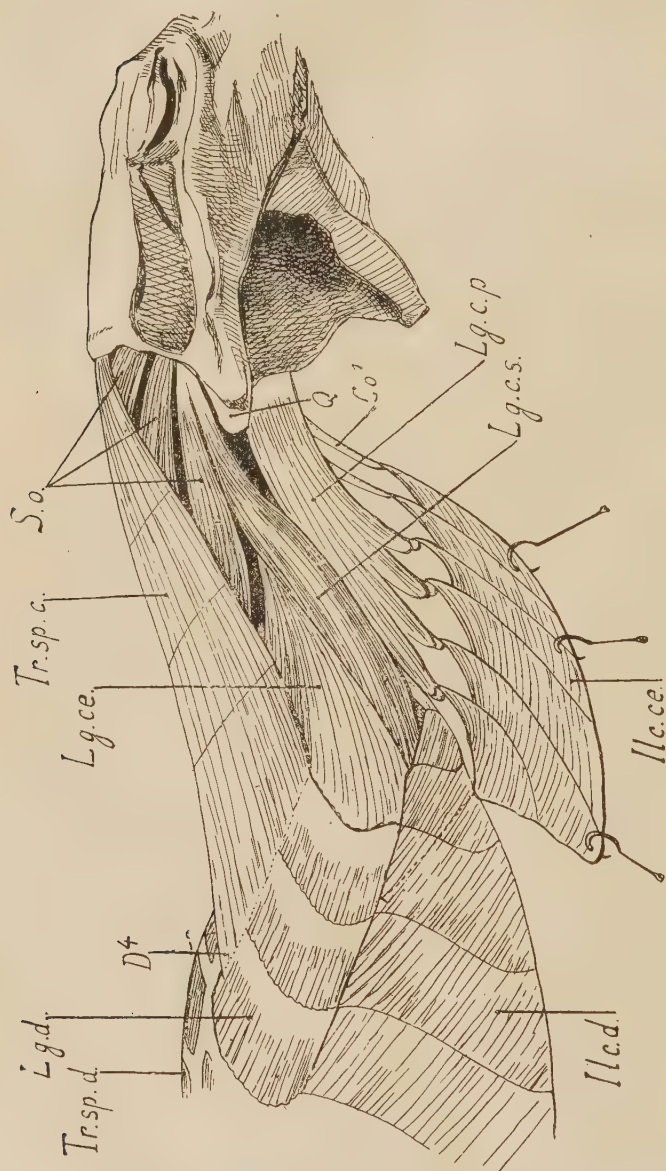


Fig. 21. — Vue latérale de la nuque de *Crocodilus palustris*, $\times \frac{1}{3}$.

Tr. sp. d., les faisceaux du transverso-spinalis dorsalis ; — *Lg. d.*, m. longissimus dorsalis ; — *Il. c. d.*, m. ilio-costalis dorsalis, se terminant en pointe en avant sur la 7^e côte cervicale ; — *Tr. sp. c.*, m. transverso-spinalis capitis, cloisonné de trois intersections ; — *S. o.*, m. suboccipitalis, divisé en trois faisceaux distincts ; — *Lg. ce.*, m. longissimus cervicis ; — *Lg. c. s.* et *Lg. c. p.*, Mm. longissimus capitis superficialis et profundus ; — *Il. c. ce.*, m. ilio-costalis cervicis, retourné et érigé en bas ; la ligne pointillée indique la projection de son bord postérieur quand il est à sa place normale ; — *Q*, condyle de l'os carré ; — *Co¹*, première côte cervicale ; — *D⁴*, niveau de l'apophyse épineuse de la quatrième dorsale.

tique du muscle du côté opposé. La crête du muscle

(union des deux versants) s'étend de la quatrième apophyse épineuse dorsale à l'occipital, cheminant sur un plan bien supérieur à celui des apophyses épineuses du cou, vu la courbure cervicale. Le versant externe (seul visible sur la figure 21) fait suite aux trois derniers faisceaux tendineux internes du longissimus. Le versant interne fait suite aux fibres superficielles de l'articulo-spinalis, mais naît surtout des apophyses épineuses D⁴⁻¹ et C⁷⁻². Toutes les fibres charnues convergent sur un fort tendon aplati qui s'insère sur le bord postérieur du crâne, juste en dehors de la ligne médiane, à l'union du pariétal et du sus-occipital. Le muscle présente trois intersections fibreuses obliques chez le crocodile, deux chez l'alligator.

Innervation. — Un très gros nerf sort du canal rachidien en avant du proatlas. Il passe entre les deux muscles atloïdo-capitis et epistropheo-capitis, puis arrive à la face profonde du transverso-spinalis cervicis qu'il suit d'avant en arrière. Par des rameaux externes et internes, il innerve ce muscle dans sa totalité jusqu'à ses faisceaux les plus postérieurs. Il n'existait certainement aucun autre nerf chez le crocodile. Chez l'alligator, nous avons vu de très minces filets parvenir à la partie postérieure du muscle, provenant des nerfs du spino-capitis posticus. Il nous a semblé que c'étaient des rameaux perforants destinés à la peau, mais, vu la petite taille de notre exemplaire, nous ne pouvons l'affirmer.

Action. — C'est un puissant extenseur de la tête; c'est lui qui est l'agent essentiel de la courbure cervicale qu'il contribue à maintenir par sa tonicité.

Valeur morphologique. — Comme pour les autosauriens, les auteurs ont interprété très différemment ce

muscle. C'est le complexus cervicis de BUTTMANN, l'extenseur digastrique de RATHKE et HAIR, l'occipito-cervicalis medialis de HOFFMANN. Son homologie avec le transverso-spinalis des autosauriens est évidente. Il en a tous les caractères, jusqu'à l'innervation par le nerf qui traverse les muscles suboccipitales. Par suite, et comme nous l'avons dit plus haut, il n'a rien à faire avec un splenius, mais peut être comparé au complexus. Son énorme volume par rapport aux autosauriens est certainement en rapport avec le fait que les crocodiliens, vivant dans l'eau, ont besoin de pouvoir relever la tête, soit pour respirer, soit pour saisir leurs proies. De là, la force de ce muscle, de là probablement aussi, l'existence de la courbure cervicale.

M. transverso-spinalis cervicis.

Muscle qui prolonge la partie profonde du transverso-spinalis dorsi jusqu'à l'axis.

Il comprend deux plans musculaires qui représentent la terminaison cervicale des quatre muscles du dos. Tous deux sont logés dans la gouttière interarticulo-épineuse et sont profonds et en dedans du longissimus cervicis dont ils sont mal séparables.

Le plan externe semble continuer à la fois le tendino-articularis et l'articulo-spinalis dont le dernier tendon épineux va à l'apophyse de D³, abstraction étant faite des fibres de ce dernier qui passent dans le transverso-spinalis capitis. S'amincissant graduellement, ce plan se termine sur les apophyses articulaires jusqu'à C⁴. Il n'a plus aucun des caractères des deux muscles qu'il représente. Le plan interne est la suite du spino-articularis et du neuro-spinalis; il envoie des tendons externes sur

les apophyses articulaires et d'autres, internes, sur les apophyses épineuses. Il se prolonge jusqu'à l'axis et reste nettement indépendant des muscles suboccipitaux qui le surmontent.

Innervation. — Au niveau de chaque espace, le nerf dorsal interne passe entre les deux plans précités, qu'il innerve, puis se termine dans la face profonde du *spino-capitis posticus*.

Action. — Vu son faible volume, ce muscle doit plutôt agir comme contenteur de la colonne que pour déplacer celle-ci ; il continue au cou l'action des faisceaux dorsaux ; il maintient la courbure cervicale.

Valeur morphologique. — Le fait qu'il représente la partie cervicale des quatre muscles que nous avons décrits au *transverso-spinalis dorsi* est hors de discussion. Cependant MECKEL, HAIR et HOFFMANN n'ont pas su séparer ce muscle du *longissimus cervicis* qui le couvre. Retenons, et nous en verrons plus loin l'importance, que le *transverso-spinalis cervicis* est tout à fait indépendant de l'ensemble des muscles suboccipitaux.

Mm. interneurales cervicis.

Entre les arcs neuraux de deux vertèbres successives.

Ce sont de petits muscles qui, unissant toute l'étendue de deux arcs neuraux consécutifs, sont interarticulaires par leur bord latéral, interépineux par leur bord médial. En avant ils vont jusqu'à l'axis ; en arrière jusqu'à D³, c'est-à-dire jusqu'à la fin de la courbure cervicale. Derrière D³, les faisceaux interarticulaires continuent seuls la série.

Mm. suboccipitales.

Des apophyses épineuses de l'atlas (muscle *atloïdo-capitis*),

de l'axis (muscle epistropheo-capitis) et des sept vertèbres suivantes (muscle spino-capitis posticus) à la face postérieure du crâne.

Ces muscles sont constitués par une série de fibres qui se portent des apophyses épineuses du cou et des deux premières dorsales à la face postérieure du crâne. Elles sont profondes, en grande partie cachées sous le transverso-spinalis capitis. Chez le crocodile, ces fibres sont réparties en trois faisceaux bien isolés; chez l'alligator, ces trois faisceaux sont reconnaissables, mais ils sont mal séparables les uns des autres.

Le faisceau antérieur, qui est en même temps le plus interne, naît essentiellement du sommet de l'apophyse épineuse de l'atlas. Quelques fibres antérieures naissent du proatlas, quelques fibres postérieures de l'apophyse épineuse de C². Divergeant en avant et en dehors, il se termine sur l'occipital supérieur, juste en dehors de la ligne médiane, au-dessous du transverso-spinalis capitis. Ce faisceau peut être appelé *muscle atloïdo-capitis*, en faisant abstraction de quelques fibres axoïdiennes.

Le faisceau moyen naît de la large face latérale de l'apophyse épineuse de l'axis et de la face dorsale de son apophyse transverse; oblique en avant et en dehors, il va s'insérer à l'occipital supérieur en dehors du précédent. Il longe dans toute son étendue le bord externe du précédent, mais, entre les deux, passe le gros nerf dorsal proatlantique. Ce faisceau peut être appelé *muscle epistropheo-capitis*.

Le faisceau postérieur, qui est en même temps le plus externe, a une origine très étendue : elle se fait sur les apophyses épineuses de D²⁻¹ et C⁷⁻³. Oblique en avant et en dehors et longeant le bord externe du muscle précé-

dent, il va s'insérer au squamosal par un fort tendon qui, au niveau de son attache osseuse, se soude partiellement à celui du longissimus capitis superficialis. On pourrait nommer ce faisceau *muscle spino-capitis posticus*.

Innervation. — Les deux faisceaux antérieur et moyen reçoivent chacun un rameau du gros nerf proatlantique qui passe entre eux. Le faisceau postérieur est innervé par les rameaux terminaux des nerfs dorsaux internes qui, pour lui parvenir, traversent les fibres du transversospinalis cervicis.

Action. — L'ensemble est fortement extenseur de la tête, cela d'autant plus que, grâce à la courbure cervicale, le point d'origine est beaucoup plus bas situé que l'insertion crânienne. En outre, ces muscles sont fléchisseurs latéraux, surtout le faisceau postérieur.

Valeur morphologique. — Les deux faisceaux antérieur et moyen sont considérés par CUVIER et MECKEL comme étant, le premier un petit droit postérieur, le second un grand droit postérieur. HOFFMANN ne décrit que le second qu'il nomme occipito-epistropheus. Le faisceau postérieur est regardé par tous les auteurs comme un muscle tout à fait différent et qui a déjà une riche synonymie : complexus (CUVIER, RATHKE), trachelo-mastoïdeus (BUTTMANN), complexus ou peut-être splenius (MECKEL), splenius secundus (HAIR), squamoso-cervicalis medialis (HOFFMANN).

Si l'on compare la disposition des Crocodilia à celle du Lacerta, on reconnaîtra sans peine que les deux premiers faisceaux représentent les deux parties du suboccipitalis de ce reptile : leurs attaches osseuses sont identiques, de même leur traversée par le premier des nerfs dorso-cervicaux. Moins nette est la valeur du faisceau

postérieur. La synonymie que nous avons donnée prouve que les auteurs ont regardé ce faisceau comme le représentant du muscle que, chez *Lacerta*, nous avons appelé *longissimus capitis superficialis*. A cela, nous objecterons : 1° que les origines de ces muscles sont différentes, le *longissimus capitis superficialis* des autosauriens étant la suite du *longissimus dorsi* et naissant des apophyses transverses, alors que le *spino-capitis posticus* naît des apophyses épineuses ; 2° que l'innervation de ces muscles est également différente puisque le *spino-capitis posticus* est innervé par les nerfs dorsaux internes.

Il nous paraît donc certain que ce dernier muscle appartient au *transverso-spinalis* et, dans ce cas, nous ne pouvons que le rattacher au groupe sous-occipital. On se rappellera que, déjà chez quelques autosauriens, les origines de ce groupe musculaire s'étendaient loin derrière l'axis, jusqu'à D³ chez les *Scincidae*, embrassant donc cinq vertèbres. Cette extension s'exagère encore chez les *Crocodylia* où la totalité de l'origine du *suboccipitalis* embrasse neuf vertèbres. La difficulté d'isoler le faisceau postérieur du moyen chez l'alligator est une raison de plus qui milite en faveur de leur commune origine.

HAIR considère le faisceau postérieur comme la suite des faisceaux du *spino-articularis*. Il est certain que les uns et les autres ont la même direction, mais c'est tout. Il ne s'agit pas là d'une continuation du *spino-articularis*, puisque les faisceaux ultimes de ce dernier muscle se perdent dans le *transverso-spinalis cervicis*. Nous avons déjà insisté sur ce point à propos des autosauriens et montré que le *suboccipitalis* était, primordialement, indépendant des muscles qui, plus en arrière, se différencient dans le *transverso-spinalis*.

§ 3. RÉGION CAUDALE. — Nous avons vu que l'ilio-costalis dorsi s'arrêtait sur l'ilion. En conséquence, seuls le transverso-spinalis et le longissimus s'engagent dans la gouttière comprise entre les apophyses épineuses du sacrum et de l'ilion ; ils arrivent ainsi à la queue jusqu'à l'extrémité de laquelle ils se continuent.

M. longissimus caudæ.

Continue, dans la queue, et avec le même type, le longissimus dorsi.

Plus large que le précédent, il garde le type du dos et ses faisceaux sont toujours coniques, à sommet postérieur. Chaque cône a quatre métamères de long : au niveau de sa base et sur sa face superficielle, il présente un triangle tendineux, analogue à celui que nous avons vu au dos sur l'articulo-spinalis ou le tendino-articularis ; des deux angles antérieurs de ce triangle, s'échappent les deux tendons terminaux du muscle. L'externe se jette dans le septum horizontal qui sépare en dehors le longissimus des muscles de l'hyposome. L'interne se jette, comme d'habitude, dans le triangle tendineux du muscle tendino-articularis.

Ce muscle est innervé par la totalité du nerf dorsal externe.

M. transverso-spinalis caudæ.

Continue, dans la queue, le transverso-spinalis dorsi avec une simplification progressive des faisceaux.

Le muscle *tendino-articularis* se continue, presque identique au dos, dans tout le premier quart de la queue. Ses faisceaux musculaires, tout à fait coniques maintenant, ont trois à quatre métamères de long. Dès le second

quart de la queue, son triangle tendineux superficiel devient de plus en plus étroit et les fibres charnues qui naissent de sa pointe, moins nombreuses. Au milieu de la queue, le muscle a disparu et les deux tendons qui viennent du longissimus et de l'articulo-spinalis aboutissent maintenant à la cloison intermédiaire des deux muscles, à peine plus épaissie à ce niveau.

Le muscle articulo-spinalis existe tout le long de la queue. Ses faisceaux tendent à prendre la disposition en cône mais n'y arrivent jamais complètement, même à la fin de l'organe; leur longueur est de cinq métamères. Il a toujours ses deux tendons dont l'un va à l'épine, l'autre au tendino-articularis (moitié antérieure de la queue) ou à la cloison de séparation d'avec le longissimus (moitié postérieure).

Les muscles spino-articularis et neuro-spinalis, de plus en plus minces, peuvent être suivis jusqu'au milieu de la queue.

Contre les corps vertébraux, on peut isoler, artificiellement, aux dépens des fibres profondes des muscles précédents, des faisceaux qui sont : *interspinales, inter-neurales, interarticulaires*.

Tous ces muscles sont innervés par le nerf dorsal interne.

La description de HAIR est différente de la nôtre en ce qu'il trouve dans l'épisome caudal : deux séries de cônes au niveau de la moitié postérieure de la queue; trois puis quatre dans l'antérieure; au niveau du sacrum, il n'y en aurait plus que deux ou trois. De ces séries, l'interne correspond évidemment à notre articulo-spinalis, l'externe à notre longissimus. Les deux intermédiaires sont rattachées par HAIR au longissimus; cependant

l'une des deux répond sûrement au tendino-articularis ; nous ne pouvons nous prononcer pour l'autre, vu qu'elle faisait défaut sur nos deux exemplaires.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

Il se dégage de la description qui précède que les muscles des crocodiliens ne présentent pas de différences essentielles avec ceux des autosauriens. Le type général est le même et les modifications portent surtout sur la complexité plus ou moins grande des couches. Ce ne serait cependant pas le cas si l'on en croit la longue étude que HAIR a consacré aux muscles du tronc de l'alligator. Pour cet auteur, la masse dorso-latérale du tronc et de la queue est faite essentiellement de séries de cônes charnus emboîtés, les séries dont les cônes ont leur pointe dirigée en avant alternant avec celles à pointe postérieure. Chaque cône, au niveau de sa base, se bifurquerait pour se continuer dans les bases des deux cônes des deux séries adjacentes. La disposition ainsi réalisée serait donc tout à fait spéciale, très différente de celle des autosauriens ; on ne pourrait la comparer qu'à celle que DAVISON a décrit chez *Amphiuma* (p. 59).

Ce type conique est-il vraiment si exclusif dans l'épisome des crocodiliens ? HAIR lui-même reconnaît qu'il n'est pas toujours très net. Dans la partie postérieure de la queue il ne serait qu'indiqué. Au tronc, l'ilio-costalis n'offrirait aussi qu'une tendance à la disposition conique ; mais celle-ci s'observerait sur les faisceaux du longissimus, du tendino-articularis et de l'articulo-spinalis. Les couches profondes du transverso-spinalis ne la présentent plus.

Ainsi l'auteur anglais restreint déjà le nombre des muscles qui présentent ce type qu'au début il déclarait général. Nos dissections le font restreindre encore plus. Tout d'abord, il est impossible de classer comme conique l'ilio-costalis : HAIR, en agissant ainsi, s'est probablement basé sur le chevauchement des cases musculaires. Mais c'est là une toute autre chose que l'arrangement en cônes, et nous avons déjà constaté ce chevauchement chez les poissons et les urodèles, toujours identique à celui des crocodiliens. D'autre part, le tendino-articularis (faisceau interne du longissimus de HAIR) ne présente le type conique qu'après les lombes et jusqu'au milieu de la queue, après lequel il disparaît. Dans tout le dos, il est fait de faisceaux respectivement imbriqués, mais non invaginés. Il en est de même pour l'articulo-spinalis qui ne montre de tendance à la structure conique que dans la queue.

Le type conique ne s'observe donc qu'en trois endroits : d'abord pour tout le longissimus ; puis dans la partie caudale du tendino-articularis ; enfin, et seulement à l'état d'ébauche, dans la partie caudale de l'articulo-spinalis. Une discussion détaillée, et qui nous mènerait trop loin, montrerait d'ailleurs que la structure de tous ces cônes est différente du type trop schématique que donne HAIR.

La théorie de cet auteur étant mise de côté, quels sont les faits saillants de la musculature épisomatique des Crocodilia ?

Dans le dos, ce qui nous frappe, c'est la multiplication de ce que nous pouvons appeler les alternances musculaires. On le constate pour les séries longitudinales en voyant, entre le longissimus et l'articulo-spinalis, dont

les faisceaux sont obliques en haut et en avant, s'intercaler un nouveau muscle, différencié aux dépens du transverso-spinalis et dont les faisceaux ont l'obliquité contraire. On le constate encore plus en voyant, sous le spino-articularis, se former un muscle neuro-spinalis dont l'obliquité, inverse de celle du précédent, reproduit au contraire celle de l'articulo-spinalis.

Il faut rapprocher ces faits de ce que nous avons dit plus haut (p. 221) à propos du squelette des crocodiliens : nous avons insisté sur la rigidité que présentait toute leur colonne lombo-dorsale ; combinée au développement de leur cuirasse dermique, cette rigidité exclut la possibilité de mouvements tant soit peu étendus, aussi bien dans la marche que dans la nage. Le rôle des muscles spinaux ne sera plus alors, comme chez les sauriens, un rôle locomoteur : ils auront pour but essentiel de fixer le tronc, de maintenir en place ses divers segments ; bref, ce seront, surtout et avant tout, des ligaments actifs. Ainsi s'expliquent les entrecroisements que nous observons partout dans ces muscles et qui réalisent, au maximum, le type « en amarre », dont nous avons déjà parlé à propos des sauriens. Devenu rigide et capable de résister à la déformation que pourrait apporter, entre autres, la résistance de l'eau, le tronc servira de point fixe où les muscles destinés à mouvoir les pattes, la tête et la queue, seules parties vraiment mobiles, trouveront le soutien dont ils ont besoin.

Les muscles de la nuque ont conservé le type des autosauriens. Mais les fléchisseurs latéraux semblent devoir céder le pas aux extenseurs. Le transverso-spinalis capitis a, en effet, pris un développement énorme, bien supérieur à ce qui existe chez les autosauriens, ophidiens

ou prosauriens. Concurrément, une courbure cervicale fait son apparition dans la partie antérieure de la colonne et la vertèbre où débute cette courbure est justement celle (D⁴) où s'attache le faisceau postérieur du transverso-spinalis capitis et qui possède la plus longue apophyse épineuse. Il existe donc un rapport entre la disposition des os et celle du muscle, et l'une comme l'autre sont probablement dues à la nécessité pour l'animal de pouvoir, étant dans l'eau, lever la tête, soit pour respirer, soit surtout pour saisir les proies qui s'offrent à lui.

Un fait intéressant est celui que nous présente le spino-capitis posticus. Nous avons exposé plus haut les raisons qui nous font admettre que ce muscle dérive du système du muscle suboccipitalis. Mais une extension si considérable de ce système est une chose unique parmi les amniotes. Elle est probablement due à la nécessité d'assurer à la tête le plus possible de muscles susceptibles de la solidariser avec le corps, en même temps que la disposition si curieuse des côtes cervicales fournit à la majorité de ces muscles un solide point d'appui. Ainsi la tête, malgré son volume relatif considérable, sera soutenue par ces muscles et de plus, lors de la prise d'une proie souvent vigoureuse et puissante, aura la force de la maintenir solidement. De même, chez les mammifères carnivores, nous remarquerons le grand développement des muscles de la nuque.

Il est curieux de constater que le muscle spino-capitis posticus a pris ainsi, par convergence, l'aspect du splenius, au point que, n'était sa situation sous le transverso-spinalis cervicis, l'illusion serait complète et MECKEL discute longuement pour savoir si, effectivement ce n'est

pas là un splenius. Il s'agit là d'un de ces cas, comme nous en signalerons plus d'une fois, de similitude d'aspect par identité de fonctions. Physiologiquement, le spino-capitis posticus est bien un splenius, mais, anatomiquement, c'est une toute autre formation.

Au niveau de la queue, nous avons vu que la disposition conique devenait prédominante, mais elle n'arrive jamais au type si caractéristique des autosauriens. Les muscles de la queue sont une continuation de ceux du tronc, tandis que, chez les autosauriens, nous avons dit que le dorsalis caudæ constituait un système spécial, développé indépendamment du prolongement caudal des muscles dorsaux. Cela se conçoit aisément si ce que nous avons supposé du fonctionnement des muscles coniques de la queue des lézards est exacte. La queue du crocodile est un organe puissant, d'une force extraordinaire. C'est le grand moteur de l'animal quand il nage. Elle a donc besoin de muscles en rapport avec sa fonction, permettant tous les mouvements, y compris ceux de torsion que le muscle dorsalis caudæ serait impuissant à effectuer. GADOW, et après lui HOFFMANN, ont écrit que la queue des Crocodilia, comme celle des sauriens, gardait le caractère métamérique primitif et était formée, au niveau de chaque demi-épisode, de deux séries de cônes¹. Tout ce que nous avons exposé plus haut s'oppose à cet énoncé : malgré la structure conique de la plupart de ses faisceaux, la queue des Crocodilia, avec son longissimus, son tendino-articularis, son articulo-spinalis, son spino-articularis et son neuro-spinalis, a une structure bien

1. Qu'on remarque d'ailleurs que, dans la queue des lézards, tous les cônes ont leur pointe dirigée en avant. Dans celle des crocodiles, il y a toujours alternance entre deux séries de cônes voisins.

autrement différenciée que celle des poissons ou même des urodèles.

APPENDICE. — REPTILES FOSSILES

La seule tentative de reconstitution myologique des reptiles fossiles où soient envisagés les muscles dorso-spinaux est celle de GREGORY et CAMP sur *Cynognathus*. Mais leur description est très brève : de la comparaison entre *Sphenodon*¹ et *Ornithorynchus*, ils infèrent seulement que le sacro-lombaire de ce théromorphe se portait « du bord dorsal de l'ilion et de la face dorsale des vertèbres sacrées aux faces dorsales des apophyses transverses et des côtes des vertèbres lombaires et thoraciques » (99, p. 482).

La fossilisation, sur quelques dinosauriens, de tendons appartenant aux muscles dorsaux permet, à notre avis, une approximation beaucoup plus grande que celle de ces auteurs. Ces tendons ont bien été décrits, mais la recherche de leur signification a été, jusqu'ici, négligée. L'absence à peu près complète de travaux sur la musculature spinale des reptiles actuels, permettant de servir de points de comparaison, en est probablement la cause.

C'est chez les *Iguanodons* de Bernissart que l'existence de ces tendons a été, pour la première fois, constatée. Sur l'excellent moulage du Museum d'Histoire naturelle de Paris que nous avons pu étudier, ils occupent la face latérale des apophyses épineuses du tronc et de la partie

1. Pour établir cette comparaison, les auteurs américains se basent sur la description du *Sphenodon* d'OSAWA. Or nous avons montré que celle-ci était, en ce qui concerne les muscles dorsaux du tronc, totalement inexacte (v. p. 99).

antérieure de la queue. Visiblement, ils appartiennent à deux couches. La couche externe (superficielle) est faite de tendons obliques en arrière et en haut. Chacun d'eux commence au niveau d'une apophyse articulaire, monte obliquement en arrière en croisant successivement sept apophyses épineuses et se termine un peu au-dessous du sommet de la huitième. La couche interne (profonde) est faite de tendons inversement disposés, mais la longueur de chacun n'est plus que de sept métamères. En avant, ces tendons se poursuivent jusqu'à D¹. Ils cessent au cou, en même temps que disparaissent les hautes apophyses épineuses. En arrière, ils couvrent les faces latérales des apophyses épineuses sacrées puis des vertèbres du tiers antérieur de la queue. Au fur et à mesure que ces apophyses décroissent, les tendons deviennent plus espacés ; ils s'arrêtent au tiers moyen de l'organe, où les vertèbres n'ont plus que de petites apophyses.

Les Iguanodons ont été longtemps les seuls dinosauriens connus chez lesquels s'étaient fossilisés des tendons. Il n'en est plus de même depuis que BROWN a décrit et représenté le squelette et les tendons spinaux de deux dinosauriens, de mœurs probablement aquatiques, extraits des grès de la Belly River.

Chez *Corythosaurus casuarius* les tendons sont couchés sur la face latérale des arcs neuraux et des apophyses épineuses, dorsalement aux apophyses transverses ; on y distingue deux séries superposées. La série externe est localisée à la région caudale antérieure ; elle est composée de tendons obliques en arrière et en haut, dont chacun commence à la base d'une apophyse épineuse, croise onze vertèbres, et se termine sur la douzième apophyse épineuse postérieure, au voisinage de son sommet.

La série interne, sous-jacente et inversement disposée, occupe les régions dorsale, lombaire et caudale antérieure : ses tendons, obliques en avant et en haut, croisent chacun sept vertèbres pour se terminer sur la huitième.

Chez *Trachodon*, ces deux séries de tendons sont reconnaissables et, au-dessous d'eux, il en existe une troisième, plus profonde, parallèle à la série externe.

BROWN, après avoir décrit ces tendons, déclare seulement que ce sont les parties terminales, calcifiées, de grands muscles profonds qui mouvaient en série la colonne vertébrale. Quels sont ces muscles ? Il ne le recherche pas plus que cela n'a été fait pour les *Iguanodons*, mais l'étude que nous avons faite dans les articles précédents éclaire d'un jour singulier leur valeur morphologique. Il est en effet impossible de ne pas y reconnaître les représentants de ces diverses couches, réciproquement perpendiculaires entre elles, qui constituent la partie profonde du *transverso-spinalis*. C'est avec les crocodiliens que la comparaison semble la plus nette : la série des tendons externes des dinosauriens correspond évidemment au *spino-articularis* dont elle a la direction et la situation ; les tendons de ce dernier muscle avaient quatre métamères de long chez le crocodile ; ils en ont huit chez *Iguanodon*, douze chez *Corythosaurus* et *Trachodon*. La série interne, sous-jacente, correspond au *neuro-spinalis* ; ses tendons s'étendaient sur quatre métamères chez le crocodile (sept chez l'alligator d'après HAIR), ici, ils embrassent sept (*Iguanodon*) à huit (*Corythosaurus* et *Trachodon*) métamères. Seule la troisième série, plus profonde, propre aux *Trachodons*, n'a pas d'homologue chez les reptiles actuels.

Dans les paragraphes qui précèdent, nous avons insisté sur le fait que la division du transverso-spinalis en muscles superposés et réciproquement perpendiculaires paraissait avoir surtout pour but d'assurer la fixité de la colonne vertébrale et du tronc. Parmi les reptiles actuels, cette disposition atteint son maximum chez les crocodiliens. A ce point de vue, les dinosauriens dépassent encore ces derniers, comme le prouvent la longueur de leurs tendons et l'existence d'une couche supplémentaire, plus profonde, chez *Trachodon*. Ces reptiles se montrent ainsi comme des êtres dont le peu que nous connaissons de leur musculature est profondément adapté à la statique de leur tronc. En particulier il est très différent de la disposition que nous décrirons, pour les mêmes muscles, chez les oiseaux. On peut donc voir là une preuve de plus en faveur de l'opinion qui pense que les ressemblances entre les dinosauriens ornithopodes et les oiseaux ont surtout un caractère de convergence.

CHAPITRE VI

LES MUSCLES DE L'ÉPISOME CHEZ LES OISEAUX

Alors que, chez les reptiles, nous avons dû étudier tout à fait séparément les divers ordres, il n'en sera pas de même pour les oiseaux. L'homogénéité remarquable de ce groupe de vertébrés fait que l'épisome est sensiblement identique chez tous, ratites comme carinates, voiliers comme marcheurs terrestres ou nageurs. Nous considérerons donc simultanément l'ensemble de la classe.

I. — ÉTUDE DU SQUELETTE

La colonne vertébrale comprend d'abord une portion absolument fixe, qui est le très long sacrum. Celui-ci diffère du sacrum des autres vertébrés en ce qu'il s'adjoint généralement les vertèbres lombaires, et parfois même les dernières dorsales. Interrompus par cette pièce osseuse, les muscles de l'épisome sont divisés en deux régions, l'une antérieure, qui correspond aux vertèbres thoraciques et cervicales, l'autre postérieure, bien plus réduite, qui correspond aux vertèbres caudales.

Vertèbres thoraciques. — Elles sont toujours en petit nombre (sept à onze) et leur ensemble est toujours assez court. Ce qui caractérise surtout cette région, c'est son absence presque complète de mobilité : il est en effet

nécessaire pour l'exercice du vol que la cage thoracique constitue un centre fixe.

Les corps des vertèbres dorsales sont généralement procœles ; exactement, leur extrémité craniale n'est concave que transversalement ; ventralement, elle est convexe ; on a donc une articulation en selle. Les *Spheniscidæ* et les *Alca* font une curieuse exception : à partir de la deuxième ou de la troisième dorsale, les vertèbres sont opisthocœles jusqu'au sacrum. On est en droit de se demander s'il ne s'agit pas là d'une conséquence de l'adaptation à la vie aquatique de ces oiseaux : le point fixe, quand l'animal nage, n'est plus représenté par le sacrum, mais par la partie antérieure du thorax, celle qui fend l'eau.

Les apophyses épineuses forment de hautes lames quadrilatères presque toujours bien développées. Les apophyses transverses, articulées avec la tubérosité des côtes par leur sommet, sont particulièrement larges chez les *Alca*, les *Spheniscidæ*, les palmipèdes, d'une façon générale chez les oiseaux nageurs. Ce fait est en rapport avec le développement des muscles sus ou sous-vertébraux qui fléchissent latéralement le thorax sur le bassin. Cranialement et caudalement, leur sommet offre un petit tubercule d'insertion musculaire. Les zygapophyses sont peu développées : les postérieures recouvrent les antérieures et font une légère saillie qui s'accuse sur les deux ou trois premières dorsales, en un petit tubercule distinct.

Lorsque les vertèbres dorsales se soudent, elles le font surtout par leurs apophyses épineuses et transverses, plus rarement par leur corps, et cette soudure est toujours plus accentuée pour les vertèbres postérieures.

Chez les ratites et chez les Spheniscidæ les vertèbres restent toutes mobiles. Nous verrons qu'en conséquence, les muscles du dos seront plus développés chez eux. Chez les autres oiseaux, l'articulation dorso-sacrée subsiste presque toujours et cela explique la conservation de la partie thoracique des muscles de l'épisome.

Considérée dans son ensemble, la colonne dorsale est à peu près rectiligne; elle est généralement oblique en arrière et en bas, mais elle peut se rapprocher de l'horizontale (marabouts, autruche), ou encore arriver très près de la verticale (Spheniscidæ).

Vertèbres cervicales. — Elles sont au nombre de neuf à vingt-trois, toutes du même type, si l'on excepte l'atlas qui est annulaire. Les corps vertébraux sont allongés et en connexion par des articulations en selle comme au dos. Latéralement, et dans leur partie toute antérieure, ils supportent une large masse transversaire. Celle-ci naît par deux racines circonscrivant un trou transversaire. La racine inférieure se prolonge par un long stylet et l'ensemble est considéré comme ayant la valeur d'une côte (parapophyse et pleurapophyse d'OWEN, apophyse styloïde); la racine supérieure est l'apophyse transverse proprement dite (diapophyse); elle se termine par un tubercule en relation avec le système du longissimus. Les apophyses épineuses ne sont indiquées qu'aux vertèbres extrêmes. En avant, l'axis en a une forte, puis elles vont vite diminuant et disparaissent vers C⁶. Elles reparaissent avant la fin du cou, pour devenir très nettes sur la dernière cervicale. Sur les vertèbres antérieures, elles sont en rétroversion; en antéversion sur les vertèbres postérieures. Sur toutes les vertèbres moyennes, une légère crête longitudinale indique seule l'apophyse. De solides

ligaments élastiques unissent généralement les arcs neuraux sur toute la longueur du cou, à la solidité duquel ils contribuent.

Les apophyses articulaires antérieures sont représentées par de simples facettes regardant en haut et occupant la base des apophyses transverses. Les zygapophyses postérieures sont situées à la face ventrale d'une saillie qui, prolongeant en dehors et en arrière le bord postérieur de l'arc neural, se montre homologue à l'apophyse aliforme des sauriens et des ophidiens. Sur leur face dorsale, ces saillies se soulèvent en un tubercule qui sert à l'insertion du longissimus cervicis et du spinalis. Ce tubercule, souvent très saillant, occupe la partie la plus externe de la zygapophyse postérieure sur les vertèbres moyennes ; sur les vertèbres antérieures et postérieures, il glisse en dedans, se rapprochant de la base de l'apophyse épineuse. Se fondant sur cette situation, Alix l'a rattaché à l'apophyse épineuse et nommé métapophyse épineuse. Les autres auteurs l'ont considéré, à juste titre, comme dépendant des zygapophyses : c'est l'hyperapophyse de MIVART, l'anapophyse d'OWEN. Ce dernier nom établit avec les anapophyses des vertèbres lombaires des mammifères une analogie qu'il est difficile de prouver. Aussi emploierons-nous simplement le terme de tubercule zygapophysaire. Chez la plupart des oiseaux, ces tubercules apparaissent déjà sur les vertèbres dorsales.

Considérée dans son ensemble, la colonne cervicale décrit deux courbures : l'une inférieure, dont la concavité regarde en arrière, l'autre supérieure, dont la concavité regarde en avant. L'existence de ces courbures a pour résultat de reporter en arrière le centre de gravité

de la tête et d'empêcher celle-ci de basculer en avant. Aussi peut-on observer qu'elles sont très accentuées, et la tête très postérieure, chez les oiseaux à grand bec, comme les cormorans. Ces courbures sont naturellement en fonction de la longueur du cou qui, elle-même, dépend de nombreux facteurs (longueur des pattes postérieures, adaptation à certaines conditions de vie aquatique, etc.) que nous n'envisagerons pas. Il est à remarquer que les vertèbres de la courbure craniale ne peuvent se fléchir qu'en avant, celles de la courbure caudale qu'en arrière, à l'exception des toutes dernières qui présentent, au contraire, la flexion ventrale. La vertèbre intermédiaire aux deux courbures varie en général entre la sixième et la huitième. C'est elle qui présente la crête épineuse la moins accentuée et les tubercules zygapophysaires les plus rapprochés de la ligne médiane. Elle est, jusqu'à un certain point, comparable au centre de mouvement que nous avons décrit au milieu du cou des chéloniens; de part et d'autre d'elle, les actions musculaires s'orientent sur l'une et l'autre courbure. Chez certains oiseaux du genre *Plotus*, elle présente des modifications spéciales qui sont une conséquence de leur mode de détente brusque du cou (voir p. 287).

Vertèbres caudales. — La queue ne comprend qu'un petit nombre de pièces, habituellement neuf, dont les huit premières sont les vertèbres caudales proprement dites. Chacune d'elles est toujours très courte, munie d'une apophyse épineuse très haute et d'une large apophyse transverse qui s'est adjoint, probablement, un élément costal. La dernière pièce est le pygostyle dont le nom d'os en soc de charrue indique la forme chez la majorité des oiseaux. Il a la valeur de plusieurs vertèbres soudées

et présente, sur sa face dorsale, une forte crête en rapport avec les insertions musculaires.

II. — ÉTUDE DES MUSCLES

En raison des caractères si spéciaux qu'elle offre dans la région cervicale, la musculature de l'épisome des oiseaux a été étudiée par tous ceux qui se sont occupés de leur myologie. VICQ D'AZYR, le premier, puis WIEDEMANN, TIEDEMANN, CUVIER, MECKEL, STANNIUS en donnent de plus ou moins longues descriptions. OWEN a décrit avec beaucoup de détails la myologie de l'Apteryx et son travail est le plus précis et le plus exact que nous ayons trouvé sur notre sujet. ALIX, dans sa thèse, décrit les muscles de l'épisome avec un excès de schématisation trop considérable et qui le pousse à des homologies que nous ne pourrions admettre. En outre, toutes ses descriptions se rapportent à un oiseau type et il ne parle ni des variations entre familles, ni, surtout, du rôle physiologique des muscles. Ses monographies sur le *Nothura*, le *Rhynchotus* et, en collaboration avec GERVAIS, sur l'*Eudytes*, se ressentent de cette manière de faire.

Toutes les descriptions précédentes étudiaient les muscles des oiseaux pour eux-mêmes ou ne les comparaient qu'individuellement avec ceux des mammifères ou des reptiles. GADOW a essayé de systématiser ces muscles suivant un plan analogue à celui que l'on adopte pour les autres tétrapodes. Sous une apparence de précision et de clarté, sa description est cependant confuse : des muscles classés comme latéraux sont ensuite décrits comme étant médiaux et réciproquement ; sa synonymie est souvent discordante du texte. Bref, aucune conclusion nette ne paraît se dégager de son travail.

A part ces mémoires, nous n'avons guère à signaler que la monographie de WATSON sur quatre genres de Spheniscidæ, celle de BEDDARD et MITCHELL sur le Palamedea, et les courtes études de CUNNINGHAM, FORBES, GARROD, CHAPPUIS sur quelques points particuliers.

Vu l'homogénéité très grande de la musculature dorsale des oiseaux, nos dissections ont été limitées à trois exemplaires :

<i>Sphenisciformes</i>	<i>Spheniscus demersus</i> .
<i>Coraciiformes</i>	<i>Scops Aldrovandi</i> .
<i>Passeriformes</i>	<i>Pica caudata</i> .

Les muscles de l'épisme de ces animaux peuvent être classés de la manière suivante :

RÉGION THORACO-CERVICALE.

Système de l'ilio-costalis. . . . M. ilio-costalis dorsi.

Système du longissimus M. longissimus dorsi.

—	—	—	cervicis.
—	—	—	capitis.

—	—	Mm. intertransversarii dorsi.
---	---	-------------------------------

—	—	—	dorsales
			cervicis.

—	—	M. transversarius capitis.
---	---	----------------------------

Système du transverso-spinalis.

—	—	Complex spinalis longus	{	M. spinalis cervicis posticus.	
—	—			—	cervicis anticus.
—	—			—	capitis.

—	—	Mm. spinales breves.
---	---	----------------------

—	—	M. multifidus dorsi.
---	---	----------------------

—	—	Mm. obliquo-spinales dorsi.
---	---	-----------------------------

—	—	Mm. interspinales dorsi.
---	---	--------------------------

—	—	Mm. interarticulares dorsi.
---	---	-----------------------------

—	—	Mm. interneurales cervicis.
---	---	-----------------------------

—	—	M. suboccipitalis.
---	---	--------------------

RÉGION CAUDALE.

M. *dorsalis caudæ*.

§ I. RÉGION THORACO-CERVICALE. — a) *Système de l'ilio-costalis*. — Ce système est représenté par un seul muscle, l'ilio-costalis dorsi, toujours peu développé et souvent difficile à séparer des faisceaux voisins du longissimus avec lesquels la plupart des auteurs l'ont confondu en une description commune.

M. ilio-costalis dorsi.

Du bord cranial de l'ilion aux côtes postérieures et moyennes.

Spheniscus. — Cet oiseau est un de ceux où le muscle atteint les plus grandes dimensions (fig. 22). Il naît, sous la forme d'un large ruban charnu, du bord cranial de l'ilion et se dirige en avant sur la face dorsale des côtes. Il abandonne en passant quelques fibres profondes à la huitième côte. Plus loin, il s'insère sur chaque côte par ses fibres les plus externes ; au niveau de la deuxième côte, il n'est plus représenté que par un très mince faisceau qui s'y termine. Les faisceaux destinés aux septième, sixième et cinquième côtes sont de beaucoup les plus forts de tous. Dans son trajet, le muscle reçoit par sa face profonde quelques fibres de renforcement des côtes huit à cinq.

Variations. — Chez Eudytes, d'après GERVAIS et ALIX, ce muscle serait encore plus développé : il comprendrait trois faisceaux, tous venant de l'ilion ; le premier irait à la neuvième côte, le suivant aux huitième et septième, le dernier aux côtes huit à trois ; des faisceaux venus des apophyses récurrentes le renforceraient. Chez les Spheniscidæ étudiés par WATSON, le muscle s'étend

dait jusqu'à la première apophyse transverse dorsale.

Chez Apteryx, le muscle atteint la deuxième côte.

Chez la grande majorité des oiseaux, l'ilio-costalis est beaucoup plus restreint. CUVIER, ALIX, BEDDARD, le limitent aux trois dernières côtes. Il allait aux côtes huit à cinq chez Pica, sept à quatre chez Scops, recevant dans l'un et l'autre cas quelques fibres de renforcement des septième et sixième. Ses dimensions étaient bien plus faibles que chez les manchots.

Innervation. — Les nerfs de l'ilio-costalis sont fournis par les rameaux dorsaux des nerfs thoraciques dès qu'ils se sont séparés des rameaux ventraux.

Action. — Suivant que le point fixe est pris sur l'ilion ou sur les côtes, ce muscle tire le thorax en arrière ou le bassin en avant; il en résulte une flexion latérale du corps. L'existence de faisceaux intercostaux fait penser à une légère action de mobilité des côtes les unes sur les autres.

Valeur morphologique. — La majorité des auteurs n'a pas isolé ce muscle et l'a décrit, simultanément avec le faisceau externe du longissimus dorsi, en un sacro-lumbalis (OWEN, ALIX *in thèse*, WATSON) ou ilio-costalis (GADOW) : on lui ajoute alors des faisceaux d'origine et d'insertion transversaires. Il est certain qu'il existé entre le faisceau externe du longissimus et l'ilio-costalis des oiseaux une certaine union, mais elle n'est pas indestructible, et l'on doit, à notre avis, séparer l'un de l'autre; on agit bien de même chez les mammifères où cependant l'union des faisceaux d'origine des deux muscles est beaucoup plus intime. De plus, chez les oiseaux, l'innervation est nettement effectuée par des filets différents. CUVIER, sous le nom de sacro-lombaire, MECKEL, sous celui de

ventre externe de l'opisthotenar, ont, du reste, compris l'ilio-costalis dans le même sens que nous. En contradiction avec son travail antérieur, ALIX, chez *Nothura*, le décrit de la même façon.

Ce muscle est, de toute évidence, l'homologue de l'ilio-costalis des Sauriens. La disparition des myoseptes a modifié ses attaches, mais sa situation, son innervation, son aspect même, n'ont pas changé. Sa réduction est par contre extrême; elle est moins prononcée chez les manchots. MECKEL a pensé que cette disposition était en rapport avec la station entièrement droite de ces oiseaux. Ce muscle serait cependant bien faible pour assurer la station verticale. Si l'on a égard à la mobilité de la colonne dorsale des *Spheniscidæ* et à leur adaptation parfaite à la nage, si l'on se souvient d'autre part que la contraction du muscle détermine l'inflexion latérale du thorax sur le bassin, on est plutôt amené à penser que le plus grand développement de leur ilio-costalis est une conséquence de leur vie aquatique; dans celle-ci, en effet, les mouvements latéraux du tronc jouent toujours un grand rôle.

b) *Système du longissimus*. — Ce système comprend deux groupes de faisceaux. L'un, plus interne et plus superficiel, composé de faisceaux longs, est celui du longissimus proprement dit. L'autre, rejeté sur les côtés des vertèbres et comprenant surtout des faisceaux courts, est celui des intertransversarii. L'un comme l'autre de ces deux groupes aboutit en avant à la tête.

M. longissimus dorsi.

De l'ilion aux apophyses transverses (faisceau externe) et aux zygapophyses postérieures (faisceau interne) des vertèbres dor-

sales ; des apophyses transverses aux zygapophyses postérieures (*fasciculi obliqui*).

Spheniscus. — Le muscle prend son origine, en dedans du précédent, sur le bord antérieur et sur la face profonde (ventrale) de l'ilion, par de nombreuses fibres charnues et sur le bord antérieur de l'os par une aponévrose superficielle. Il se divise en deux faisceaux. L'externe se dirige en avant en s'inclinant en dehors. Il se termine, par quatre digitations assez larges, sur le bord postérieur des apophyses transverses D^{6-3} ; latéralement, ces digitations débordent les apophyses et s'attachent un peu sur les côtes correspondantes. Dans chaque digitation est inclus un tendon, court et épais, dont l'insertion se fait sur une petite saillie que présente à cet effet l'apophyse.

Beaucoup plus volumineux, le faisceau interne se dirige en avant et en dedans. Il se termine par des digitations de plus en plus faibles sur les zygapophyses postérieures des vertèbres dorsales. Dès sa quatrième digitation, ce faisceau interne est remplacé par tout un système de fibres qui l'abordent par sa face profonde et dont l'ensemble constitue ce qu'on peut appeler, après OWEN, les *fasciculi obliqui*. Chacun de ceux-ci se détache de tout le bord antérieur d'une des apophyses transverses à partir de la septième dorsale. Oblique en avant et en dedans, il va s'insérer sur les zygapophyses postérieures des deuxième et troisième vertèbres en avant, en se mêlant avec les fibres correspondantes du faisceau interne. Les premiers faisceaux obliques sont faibles, puis ils deviennent de plus en plus forts, à mesure que diminue le ventre interne du longissimus. Le dernier, celui qui vient de D^4 et va à D^{1-2} , est très gros. En avant de lui, le

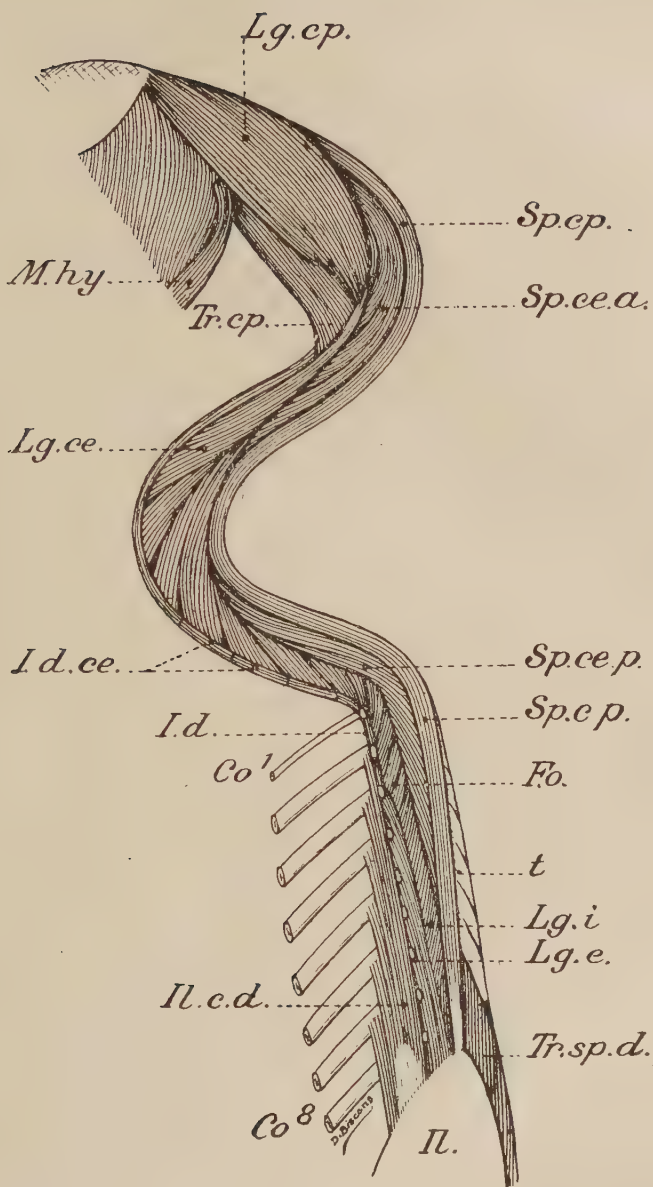


Fig. 22. — Vue latérale de l'épisme de *Spheniscus demersus*, $\times \frac{1}{2}$.

Tr. sp. d., m. transverso-spinalis dorsi; — *Lg. e.* et *Lg. i.*, faisceaux externe et interne du m. longissimus dorsi; — *F. o.*, fasciculi obliqui du même muscle; — *Sp. cp.*, m. spinalis capitis; — *Sp. ce. p.*, m. spinalis cervicis posticus, avec *t*, son tendon d'origine; — *Sp. ce. a.*, m. spinalis cervicis anticus; — *Lg. cp.*, m. longissimus capitis; — *M. hy.*, musculature hyoïdienne; — *Tr. cp.*, m. transversarius capitis; — *Lg. ce.*, m. longissimus cervicis; — *I. d. ce.*, Mm. intertransversarii dorsales cervicis; — *I. d.*, Mm. intertransversarii dorsales; — *Il. c. d.*, m. ilio-costalis dorsi.

Co¹ et *Co⁸*, première et huitième côtes; — *Il.*, ilion.

même système se continue pour former le longissimus cervicis.

Variations. — La disposition du Spheniscus est sensiblement celle de tous les oiseaux. Toujours il existe un faisceau principal, iliaque, à double terminaison, transversaire et articulaire, et des faisceaux obliques de renforcement, transverso-articulaires. Les différences ne portent guère que sur le nombre des vertèbres auxquelles s'attache le faisceau iliaque. Mais il faut ajouter que, chez la plupart des oiseaux, le faisceau externe est, lui aussi, renforcé par des fibres qui naissent sous la forme de tendons aplatis du bord antérieur des apophyses transverses. Chez Pica, il y a ainsi quatre tendons de renforcement, provenant des apophyses transverses D⁷⁻⁴; chez Scops, il y en a trois, venant de D⁷⁻⁸; chez Apteryx, cinq tendons, nés des cinq premières vertèbres, prolongent le faisceau externe jusqu'à la dernière cervicale.

Quant aux insertions costales du longissimus, elles semblent propres aux Spheniscidæ, GERVAIS et ALIX les signalent aussi chez l'Eudytes.

Innervation. — Au moment où le nerf dorsal se sépare du nerf ventral, il abandonne en dehors le petit nerf de l'ilio-costalis et un gros nerf sensitif qui parvient à la peau à travers le longissimus. Se dirigeant en dedans, le nerf dorsal se divise bientôt en deux branches : l'une interne, destinée au système du transverso-spinalis, l'autre externe qui innerve les deux faisceaux du longissimus, les faisceaux obliques ainsi que les intertransversaires du dos.

Action. — Les deux ventres, externe et interne, du longissimus semblent être surtout extenseurs de la colonne dorsale sur le bassin ou légèrement fléchisseurs

latéraux, dans le cas de contraction unilatérale. Leur obliquité est trop faible pour qu'on puisse les considérer comme rotateurs. Quant aux faisceaux obliques, ils sont extenseurs, fléchisseurs latéraux et très légèrement rotateurs du côté opposé. Si, chez les manchots, à colonne dorsale mobile, ils s'étendent loin en arrière, chez la plupart des oiseaux où seule la septième dorsale est mobile, seul le faisceau correspondant à cette vertèbre a un fort développement, les autres restant rudimentaires.

Valeur morphologique. — Les divers faisceaux de ce muscle ont été différemment compris. Le faisceau iliaque correspond au long dorsal de CUVIER, au ventre interne de l'opisthotenar de MECKEL. Mais ALIX et GADOW ont séparé totalement les deux ventres de ce faisceau. Le ventre interne est réuni par eux à tout ou partie du transverso-spinalis : il forme le faisceau externe du long surépineux d'ALIX, la partie externe du longissimus dorsi de GADOW. Le ventre externe est, pour ALIX, le long dorsal plus une partie de l'ilio-costalis, tandis que GADOW n'en fait qu'une partie de l'ilio-costalis. Quant aux faisceaux obliques, CUVIER les rattache au système du grand transversaire du cou, ALIX en fait des muscles épineux-transversaires indépendants.

OWEN, qui a aussi confondu le faisceau externe avec l'ilio-costalis, est le seul à avoir vu que les faisceaux obliques et le faisceau interne appartenaient vraiment au même système.

C'est évidemment à l'atrophie des muscles épisomatiques du dos, consécutive à la faible mobilité des vertèbres de cette région, que sont dues les grandes différences d'interprétation que nous venons de relater. Comme pour tous les muscles qui ont subi une régression, les

différents faisceaux se séparent mal les uns des autres. A cet égard, l'étude du *Spheniscus*, où la mobilité du dos existe encore, permet de mieux apprécier les faits. Il est visible, d'après la description que nous avons faite, que le faisceau iliaque avec sa double insertion correspond au longissimus dorsi des reptiles, comme à celui des mammifères. La principale différence est que les faisceaux externes sont presque toujours transversaires au lieu d'être costaux. Ce fait doit tenir à la perte progressive de la mobilité des côtes.

Quant aux faisceaux obliques, leur situation, leur innervation et leurs insertions intimement unies à celles du faisceau interne indiquent nettement qu'ils appartiennent au même système.

M. longissimus cervicis.

Faisceaux allant des apophyses transverses aux zygapophyses postérieures, obliques en avant et en dedans.

Spheniscus. — Ce muscle est composé de faisceaux obliques qui continuent absolument en avant la série des faisceaux de renforcement du précédent. Ils se dirigent toujours des apophyses transverses vers les apophyses articulaires postérieures et sautent un nombre variable de vertèbres. Les faisceaux qui aboutissent à C¹³ et à C¹² sont extrêmement volumineux; ils naissent surtout, le premier de D³, le second de D²⁻¹; un troisième faisceau, venant de D¹ C¹³ aboutit à D¹¹. Plus haut, il est impossible de décrire exactement leur trajet. On peut distinguer seulement des faisceaux superficiels qui sautent jusqu'à cinq vertèbres (le plus long de tous va de C¹² à C⁶) et des faisceaux profonds, de plus en plus courts, dont les derniers ne sautent qu'une vertèbre. Tandis que l'origine

des faisceaux superficiels occupe le sommet des apophyses transverses, celle des faisceaux profonds, est, naturellement, reléguée plus en dedans, jusqu'à la base des apophyses articulaires antérieures. Dans leur trajet, faisceaux profonds et superficiels s'unissent par places et le tout forme un lacis très compliqué. Quant à l'insertion de tous ces faisceaux, elle se fait exactement sur les tubercules zygapophysaires postérieures du cou. Comme les faisceaux du spinalis s'attachent au même point, il en résulte une fusion partielle des insertions de l'un et l'autre muscle. Le longissimus cervicis, tel que nous venons de le décrire, fait suite, en bas, au longissimus dorsi. Cranialement, son dernier faisceau s'engage sous le longissimus capitis et se termine, par deux tendons, sur les tubercules zygapophysaires de C⁴ et C⁵.

Pica. — Le schéma général du longissimus cervicis est le même, mais il y a une régularité plus grande. Les faisceaux superficiels forment une couche régulière et chacun d'eux s'étend entre quatre vertèbres (saute donc deux vertèbres), à l'exception du plus antérieur, celui qui va à C³, qui naît de C⁷. Sous ces faisceaux en sont d'autres de plus en plus courts à mesure que plus profonds.

Variations. — Chez les oiseaux, le longissimus cervicis affecte toujours le même type, toujours limité en haut à C³. La seule différence porte sur la régularité et la longueur des faisceaux. C'est ainsi qu'OWEN, qui a étudié avec beaucoup de détails la structure de ce muscle chez Apteryx, constate que chaque zygapophyse reçoit des fibres de cinq apophyses transverses; or, chez la plupart des oiseaux, elle n'en reçoit que de trois apophyses.

Innervation. — Dès que le nerf dorso-cervical arrive à

la face profonde des muscles dorsaux, il se divise en plusieurs branches; la plus externe est destinée aux intertransversarii; en dedans d'elle se trouve le nerf destiné au longissimus dorsi. Les dernières branches, plus internes, sont destinées au spinalis et aux interneurales.

Action. — Agissant de concert avec celui de l'autre côté, ce muscle est extenseur du cou; agissant unilatéralement, il est essentiellement rotateur¹, puisque les apophyses transverses sont situées sur un plan ventral à celui des zygapophyses postérieures; on ne peut guère parler de flexion latérale, celle-ci ne semblant pas exister dans le cou des oiseaux.

Valeur morphologique. — La direction et la situation de ce muscle l'ont fait considérer tantôt comme se rattachant au système du longissimus, tantôt comme à celui du transverso-spinalis. CUVIER adopte probablement la première opinion puisqu'il le décrit, conjointement avec les faisceaux obliques du dos, comme un grand transversaire du dos et du cou. Par contre, ALIX, considérant que le tubercule zygapophysaire n'est qu'une partie de l'apophyse épineuse (101, p. 375), admet que tous ces faisceaux, les dorsaux comme les cervicaux, représentent la couche profonde du transverso-spinalis, et les nomme muscles épineux-transversaires. OWEN, trouvant que les insertions sont celles d'un muscle transversaire, mais la direction celle d'un muscle semi-spinalis, ne se prononce

1. H. VIRCHOW (118) a prétendu, d'après l'étude des surfaces articulaires, que tout mouvement de rotation était impossible dans la colonne cervicale des oiseaux, abstraction faite bien entendu des articulations cranio-vertébrales. Il suffit cependant d'examiner vivant un oiseau à long cou pour constater que ces mouvements, quoique de faible amplitude, existent tout le long de la colonne cervicale, sauf peut-être vers la fin de celle-ci. Comment s'expliquer le mouvement si connu dans lequel le flamant ou le cygne mettent leur tête sous leur aile, s'il n'y a pas de rotation.

pas et nomme le tout : muscle obliquus; mais il décrit sa portion profonde sous le nom de muscles obliquo-transversales et en fait la continuation cervicale du multifidus du dos. MECKEL appelle la portion inférieure : intertransversaire du cou (p. 7) et plus loin épineux du cou (p. 8); la portion supérieure serait le transversaire de la nuque. WATSON fait du tout des muscles intertransversaires.

Quant à la description de GADOW, elle est en complet désaccord tant avec la nôtre qu'avec celle de ses devanciers. Cet auteur distingue en effet : 1° (108, p. 113) un muscle multifidus du cou, qui serait la continuation dans le cou du multifidus que nous décrirons dans le dos. L'étude que fait GADOW de ce muscle montre qu'indiscutablement, il s'agit là de notre longissimus cervicis. Sous lui, il décrit des muscles rotatores, qui correspondent aux faisceaux courts, profonds, que nous avons signalés; 2° mais plus haut (p. 107), l'auteur parle d'un autre muscle qu'il appelle transverso-obliquus du cou. Le texte de sa description et la synonymie qu'il donne de ce muscle (obliquus colli d'OWEN) montre qu'il s'agit de nouveau du longissimus cervicis. GADOW est du reste peu fixé sur la valeur de ce muscle car il commence par le rattacher à la musculature latérale du cou et en faire un longissimus cervicis; puis, quelques lignes plus loin, il écrit « ce muscle correspond au semi-spinalis cervicis quand il va aux apophyses épineuses ».

Nous reconnaissons que, pour qui ne connaît que la myologie des mammifères, le muscle que nous étudions en impose, à première vue, pour un transversaire épineux; il en a la direction et l'aspect général avec la même intrication de faisceaux longs et courts. Mais nous

ferons remarquer que : 1° il est situé entre les sommets des apophyses transverses et les apophyses articulaires. Or, le transversaire épineux est toujours situé en dedans de ces dernières, entre elles et les apophyses épineuses ; 2° ce muscle est innervé par un nerf externe, argument moins fort, car l'absence de bifurcation nette du nerf dorso-cervical en branches externe et interne empêche d'avoir dans l'innervation un criterium absolu ; 3° ce muscle se continue en arrière avec les faisceaux obliques de renforcement du longissimus dorsi. Or il existe au dos un multifide, incontestable, tout à fait indépendant des faisceaux obliques, et qui, comme nous le verrons plus loin (p. 294) disparaîtra progressivement à son arrivée au cou ; 4° la direction oblique interne des faisceaux de ce muscle ne veut rien dire contre leur attribution au longissimus : nous avons vu que, chez les sauriens et les ophidiens, les faisceaux du longissimus destinés aux zygapophyses avaient toujours cette même direction.

Pour toutes ces raisons, et contrairement à ALIX, nous nous croyons fondé à dire que ce muscle représente la partie cervicale du longissimus.

M. longissimus capitis.

De la base de quelques-unes des apophyses transverses postérieures à l'axis, à la ligne courbe occipitale.

Spheniscus. — C'est un vaste muscle triangulaire, contigu à la ligne médiane, qui recouvre toute la nuque au niveau des premières cervicales. Son origine se fait par deux forts faisceaux sur la base des apophyses transverses C⁵ et C⁶, contre les apophyses articulaires antérieures de ces vertèbres. L'insertion, large et charnue,

occupe la crête saillante que présente l'occipital des *Spheniscidæ*, en arrière de la fosse temporale.

Variations. — Ce muscle est à peu près identiquement conformé chez tous les oiseaux, mais avec des variations quant à son origine. Celle-ci se fait d'habitude sur les 3^e et 4^e vertèbres (CUVIER, GADOW). Mais elle peut s'étendre plus en arrière jusqu'à la 5^e (*Eudytes* de WATSON) ou la 6^e (*Scops*). En tous cas, elle se fait toujours sur la base de l'apophyse transverse et jamais, comme l'avait dit ALIX pour *Eudytes*, sur la zygapophyse postérieure. En outre, le muscle est souvent renforcé par un faisceau provenant du *longissimus cervicis*. Nous avons vu ce faisceau très net chez *Scops*; GADOW le décrit chez *Colymbus*.

Innervation. — Le *longissimus capitis* reçoit deux gros nerfs qui représentent les branches de bifurcation externe des premier et deuxième nerfs dorso-cervicaux; se dégageant de dessous le bord externe des muscles sous-occipitaux, ces nerfs l'abordent directement. En outre, il reçoit de très petits filets des branches des troisième, quatrième et cinquième nerfs destinées au *transversarius capitis*.

Action. — Puissant extenseur de la tête, il contribue, avec celui de l'autre côté, à la maintenir horizontale; quand un seul se contracte, il incline la tête de son côté et lui fait exécuter un mouvement de rotation du côté opposé.

Valeur morphologique. — Tous les auteurs (CUVIER, MECKEL, STANNIUS, OWEN, ALIX, WATSON, GADOW, BEDDARD) considèrent ce muscle comme l'homologue du grand complexe des mammifères; seul, WIEDEMANN l'a appelé *splenius* (p. 75). Que ce n'est pas un *splenius* est chose

évidente, mais l'examen montre que la première de ces opinions n'est pas plus exacte que la seconde. Remarquons en effet que : 1° le *longissimus capitis* prend naissance sur les apophyses transverses et non sur les apophyses articulaires postérieures ; 2° son origine est située en dehors des faisceaux terminaux du *longissimus cervicis* ; 3° il est parfois uni à ce dernier muscle par un faisceau anastomotique ; 4° les nerfs qui l'innervent représentent les branches les plus externes des nerfs dorso-cervicaux de cette région et sont, pour les troisième, quatrième et cinquième, communs avec ceux du *transversarius capitis*.

Pour toutes ces raisons, nous croyons devoir retirer à ce muscle le nom de *complexus* pour le rattacher au système du *longissimus*, dont il représente la partie craniale, modifiée en raison de son rôle dans les mouvements de la tête. Il est cependant certain que ce muscle a bien le facies extérieur du grand *complexus* des mammifères. Nous assistons donc ici à un fait analogue à celui du *pseudo-splenius* des chéloniens : le *complexus* des mammifères, produit par la partie craniale de la masse du *transverso-spinalis* et le *longissimus capitis* des oiseaux, produit par la partie craniale de la masse du *longissimus*, sont arrivés, par convergence, à revêtir un aspect identique, alors qu'incontestablement l'un et l'autre ont une origine différente.

Le *longissimus capitis* des oiseaux doit-il être homologué au muscle de même nom des mammifères ? On ne peut l'affirmer. En effet, il contient en puissance les éléments du *splenius* qui ne s'est pas différencié chez les oiseaux. Il est donc, en grande partie, homologue de ce muscle, en ce sens qu'il provient de

régions identiques des myotomes. Mais fonctionnellement et morphologiquement, ce n'est rien moins qu'un splenius.

Mm. intertransversarii dorsi.

Muscles courts, entre les apophyses transverses de deux vertèbres dorsales successives.

Spheniscus. — Ces muscles existent tout le long du dos, de la première lombaire à la première dorsale. Vu les grandes dimensions des apophyses transverses, ils sont bien développés, allant de tout le bord antérieur d'une apophyse à tout le bord postérieur de la précédente. En arrière, ils sont recouverts par le faisceau externe du longissimus dorsi. Dans la partie antérieure du dos, quand ce faisceau externe n'existe plus, le bord latéral, libre, des deux premiers intertransversaires vient faire saillie entre les fasciculi obliqui et l'ilio-costalis (fig. 22), semblant à première vue, une continuation craniale de ce dernier muscle.

Variations. — Les intertransversaires du dos existent chez tous les oiseaux, mais, quand se produit une soudure de la colonne dorsale, ils subissent une transformation ligamenteuse.

Innervation. — Elle est assurée par les nerfs du longissimus dorsi.

Action. — Ces muscles sont fléchisseurs latéraux de la colonne dorsale.

Valeur morphologique. — Ils représentent la partie profonde du système qui, superficiellement, a donné le longissimus dorsi. La communauté d'innervation et la difficulté de séparer les deux muscles indique l'identité d'origine.

Mm. intertransversarii dorsales cervicis et *M. transversarius capitis*.

Muscles mono- ou polymétamériques, entre les apophyses transverses des vertèbres cervicales, et des apophyses les plus antérieures à l'occipital latéral.

Spheniscus. — Les muscles intertransversaires dorsaux du cou comprennent deux segments; le segment interne, large et plat, s'attache, en arrière, sur le bord antérieur de la racine dorsale de la masse transversaire, depuis la zygapophyse antérieure en dedans, jusqu'à la base du tubercule transversaire en dehors. En avant, il s'insère sur les parties homologues de la vertèbre immédiatement antérieure; il est donc monométamérique. Ses faisceaux les plus internes peuvent être dits interzygapophysaires antérieurs. Ses faisceaux les plus superficiels passent souvent, par transitions ménagées, aux faisceaux profonds du longissimus cervicis qui les recouvre. Le segment externe forme un faisceau arrondi, visible en dehors du longissimus cervicis, qui unit les uns aux autres les tubercules transversaires. De D¹ jusqu'à C¹⁰, ces tubercules sont forts et saillants; le segment externe ne comprend que des faisceaux monométamériques. Après C¹⁰, les tubercules sont bien réduits; toutes les fibres superficielles de ce segment n'arrivent donc plus à leur contact et sautent une, deux ou même trois vertèbres. En dehors, ce segment touche l'intertransversaire ventral dont il est séparé par un raphé fibreux souvent difficile à voir : la distinction des deux muscles devient alors presque artificielle.

Les faisceaux courts vont en avant jusqu'à l'axis, mais les faisceaux longs présentent, à partir de C⁸, une disposition spéciale : ils s'inclinent en bas pour aller s'insérer

sur les apophyses costiformes. On voit alors apparaître de nouveaux faisceaux, obliques en avant et ventralement, se recouvrant les uns les autres, et de plus en plus individualisés à mesure que l'on approche de la tête. Le premier va de C^8 à C^7 ; le deuxième de C^7 à C^6 ; le troisième de C^{7-6} à C^5 , ..., le sixième de C^{5-3} à C^2 . Plus volumineux, le suivant va de la base des apophyses transverses C^{7-6} au tubercule latéral de l'atlas. Au-dessus de lui, un large muscle aplati naît de la base des zygapophyses antérieures C^{3-7} et se termine par un faisceau arrondi sur l'occipital latéral : c'est le *transversarius capitis*.

Variations. — La description que nous venons de donner convient à peu près à tous les oiseaux; elle est presque identique à celle, très détaillée, que donne GADOW des muscles de l'oie. Les principales différences consistent en ce que les longs faisceaux obliques allant aux 7°, 6°, 5° et 4° vertèbres peuvent faire défaut. Ceux de l'axis, l'atlas et la tête semblent constants. Chez Eudytes, le *transversarius capitis* naît de C^{5-2} .

Innervation. — Les nerfs de tous ces muscles représentent la branche de division la plus externe des nerfs dorso-cervicaux.

Action. — Les intertransversaires dorsaux sont généralement considérés comme des fléchisseurs latéraux. Cependant le flexion latérale semble bien rare dans le cou des oiseaux, si même elle existe. Il nous paraît plus probable que ces muscles sont destinés à assurer la statique de la colonne cervicale en empêchant un trop grand écartement des masses transversaires : bien loin de déterminer la flexion latérale du cou, ils s'y opposent. Ce faisant, ils agissent, comme c'est le cas de beaucoup de muscles courts de l'économie, plutôt en tant que ligaments

actifs qu'en tant que muscles proprement dits. Quant au transversarius capitis, c'est un fléchisseur latéral de la tête, mais de faible puissance.

Valeur morphologique. — Les intertransversaires dorsaux représentent évidemment la partie la plus profonde, encore presque totalement métamérique, du système du longissimus. Leur développement considérable est en rapport avec le grand volume de la masse transversaire des vertèbres cervicales. Comme chez beaucoup de vertébrés, ils ont tendance à se fusionner avec les intertransversaires ventraux, hyposomatiques¹.

Le transversarius capitis a été considéré par MECKEL et OWEN comme un trachelo-mastoïdien, par CUVIER et WATSON comme un droit latéral, par ALIX comme un basi-transversaire. GADOW a montré qu'il se rattachait au groupe des intertransversaires dont il représentait les faisceaux céphaliques; il ajoute qu'il est l'homologue des muscles obliques et du droit latéral des mammifères. Nous ne pouvons admettre cette homologie : le droit latéral est un muscle presque entièrement ventral, hyposomatique, et les deux obliques de la tête sont des muscles internes, appartenant au système du transverso-spinalis. Il est beaucoup plus probable que les éléments qui, chez les oiseaux, donnent le transversarius capitis, entrent dans la constitution du trachelo-mastoïdien des mammifères.

1. GADOW décrit comme formant la partie latérale de la couche superficielle du cou un muscle cervicalis ascendens dont il mentionne seulement les attaches transversaires. Il semblerait donc que ce muscle correspondit aux faisceaux longs des intertransversaires du cou. Mais la synonymie de l'auteur montre qu'il appartient à notre spinalis.

c) *Système du transverso-spinalis*. — *Complex spinalis longus*.

Masse commune naissant des apophyses épineuses dorsales et donnant : 1° une série de faisceaux aux zygapophyses postérieures de toutes les vertèbres de la seconde courbure du cou (*M. spinalis cervicis posticus*) ; 2° un faisceau axoïdien (*M. spinalis cervicis*) renforcé de faisceaux accessoires ; 3° un faisceau occipital (*M. spinalis capitis*).

Pica. — De toute la crête des apophyses épineuses dorsales, jusqu'à la seconde, se détache une aponévrose solide qu'un examen approfondi montre formée de la confluence de tendons dont chacun répond à une des épines. Très oblique en avant, cette aponévrose se termine au niveau de D¹ après avoir donné naissance à un grand nombre de faisceaux charnus dont la majorité naît de sa face profonde, les derniers de son bord antérieur. Cette masse commune se divise de suite en trois parties (fig. 23).

1° Le *spinalis cervicis posticus* est, de beaucoup, le plus volumineux ; il est formé de huit faisceaux nés de la face profonde de l'aponévrose et de la moitié externe de son bord antérieur. Ils s'insèrent sur les tubercules zygapophysaires postérieurs de la première dorsale et des sept dernières cervicales (C⁶ à C¹³) c'est-à-dire des vertèbres de la deuxième courbure du cou ; à leur terminaison, les faisceaux se soudent à ceux du longissimus cervicis qui ont la même insertion. Le faisceau de C⁶ est beaucoup plus faible que tous les autres.

2° Le *spinalis cervicis anticus* est un gros faisceau qui fait suite au bord antérieur de l'aponévrose commune, en dedans du précédent. Il monte le long du cou, longeant la ligne médiane, et se termine par un tendon rond et

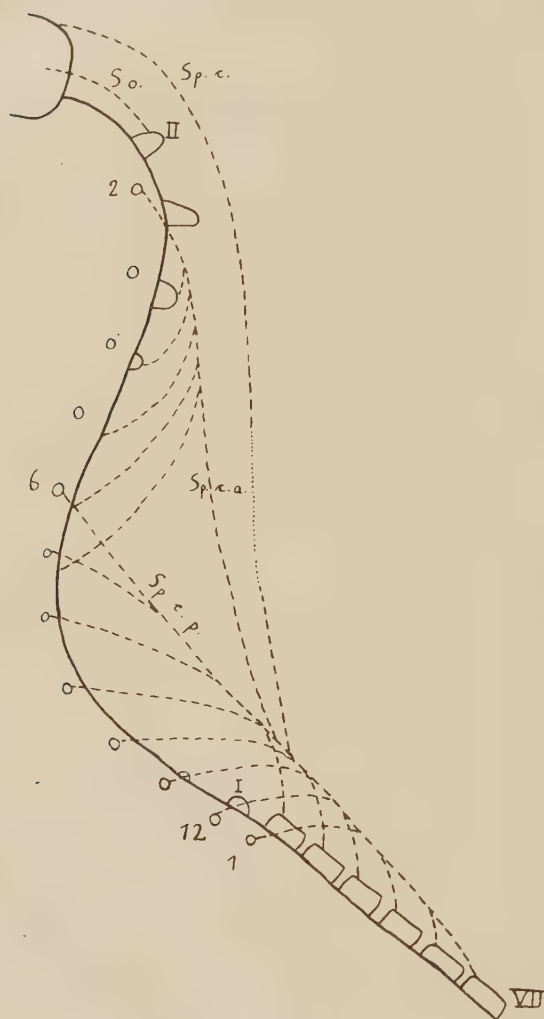


Fig. 23. — Schéma du complex spinalis longus de *Pica caudata*.

Sp. c., m. spinalis capitis; sa portion tendineuse est indiquée par un pointillé : — *Sp. c. a.*, m. spinalis cervicis anticus; — *Sp. c. p.*, m. spinalis cervicis posticus; — *S. o.*, m. suboccipitalis (pars).

Les chiffres romains indiquent les numéros des apophyses épineuses, les chiffres arabes ceux des tubercules zygapophysaires. Remarquer que chaque tubercule est sous-jacent à l'apophyse épineuse de la vertèbre qui le suit.

fort sur le tubercule zygapophysaire postérieur de l'axis.

Dans la partie terminale de son trajet, il reçoit cinq faisceaux de renforcement qui proviennent des apophyses épineuses C⁸⁻⁴.

3° Le *spinalis capitis* est un assez mince faisceau qui se détache de la partie la plus interne de l'aponévrose commune. Appliqué par le fascia nuchal contre les muscles profonds, il monte le long de la ligne médiane, au-dessus du précédent, et s'engage, en haut, sous le longissimus capitis ; toujours juxta-médian, il se termine sur l'occipital. Chemin faisant, le muscle a présenté un long tendon intermédiaire, allant du niveau de C⁸ à celui de C⁶, c'est-à-dire correspondant au point d'union de la première et de la deuxième courbures cervicales.

Variations. — Le type de la pie est celui que l'on retrouve le plus fréquemment chez les oiseaux. Les descriptions que donne CUVIER du casoar, du nandou, de l'outarde, de l'aigle, de la buse, du perroquet et de la corneille, celle de l'apteryx d'OWEN, celle de Nothura d'ALIX, celle de Palamedea de BEDDARD et MITCHELL, celle d'Anser de GADOW, notre propre étude de Scops, montrent qu'on retrouve ce type dans les divers ordres, qu'il s'agisse de ratites ou de carinates. Mais il est susceptible de variations assez grandes qu'il est nécessaire d'envisager successivement pour les trois parties constituant.

Variations du spinalis cervicis posticus. — Celles-ci sont toujours faibles ; elles ne portent que sur le nombre des vertèbres d'insertion du muscle. Habituellement, il monte jusqu'à C⁶ ; plus rarement, il s'arrête à C⁷ (Scops), à C⁸ (Eudyptes de GERVAIS et ALIX) ou même à C¹⁰ (Anser). D'autres fois, il atteindrait en avant C⁹ (Aptenodytes) ou C (Eudyptes de WATSON). Ces variations sont simplement

fonction du nombre des vertèbres cervicales, donc de la longueur du cou. Le fait essentiel, qui a été mis en lumière par CUVIER (p. 283) c'est que ce muscle s'insère sur les vertèbres de la partie du cou concave en arrière.

Variations du spinalis cervicis anticus. — En principe, ce muscle se termine sur le tubercule zygapophysaire de l'axis, mais il peut arriver (notre *Spheniscus*) qu'il s'arrête sur la troisième cervicale ou qu'il aille à C^{2-3} (*Eudytes* et *Spheniscus* de WATSON). Aussi, CUVIER parlant d'une manière plus générale, a-t-il dit, à juste titre, que ce faisceau s'insérerait sur « la vertèbre où commence l'inflexion du cou en avant » (p. 283). Or, très habituellement, cette vertèbre est l'axis (cf. les fig. 23 et 24).

L'origine du faisceau est, presque toujours, la masse commune. Chez *Spheniscus demersus*, il en était autrement : l'aponévrose dorsale donnait naissance seulement aux faisceaux du spinalis posticus qui, très puissants, allaient s'insérer sur les zygapophyses postérieures C^{13-7} . Indépendamment d'eux, le spinalis anticus prenait son origine sur la face dorsale des arcs neuraux C^{9-7} et sur les apophyses épineuses encore peu développées C^{6-5} . Le gros muscle issu de ces cinq faisceaux se terminait par un solide tendon sur le tubercule zygapophysaire de C^3 . Chez cet oiseau, le spinal antérieur s'est donc tout à fait isolé. Ce cas doit être propre aux *Spheniscidæ* : bien que GERVAIS et ALIX ne le signalent pas, WATSON le retrouve sur sept espèces différentes.

La disposition des espèces du genre *Plotus* mérite une description spéciale. Les courbures normales du cou existent, mais la vertèbre, tantôt C^7 , tantôt C^3 , située à la jonction des deux courbures, est beaucoup plus longue que

les autres et, à l'état de repos, presque couchée à angle droit sur la précédente et sur la suivante : la transition entre les deux courbures, au lieu d'être progressive, se fait donc d'un seul coup et par l'intermédiaire de cette vertèbre. La vertèbre située en arrière de celle-ci, C⁸ ou C⁹ suivant le cas, présente sur la face dorsale de son arc neural, un pont osseux, pair, transversalement disposé (DÖNITZ). Le spinalis cervicis anticus reçoit des faisceaux des vertèbres situées au-dessous de celle-ci, puis devient tendineux au niveau de ce pont sous lequel il s'engage. Il se termine sur les zygapophyses postérieures des deuxième, troisième et quatrième cervicales, après avoir reçu trois faisceaux de renforcement de C⁴⁻⁶ (GARROD). L'existence de la coudure en baïonnette du cou et d'une poulie osseuse, immédiatement en arrière, pour le tendon du spinalis est en rapport avec la manière d'agir des Plotus qui détendent brusquement leur cou et dont le bec va, avec une précision surprenante, atteindre le but visé. FORBES a bien montré que ce mouvement était obtenu par le redressement soudain de la coudure : l'angle postérieur de celle-ci (c'est-à-dire l'angle concave dorsalement compris entre les vertèbres postérieures et la longue vertèbre de jonction) est redressé par le longus colli anterior qui, né caudalement, s'insère à la vertèbre de jonction. L'angle antérieur de coudure (c'est-à-dire l'angle concave ventralement compris entre les vertèbres antérieures et la vertèbre de jonction) est redressé par le tendon du spinalis cervicis dont l'origine physiologique est reportée au niveau de la poulie osseuse de réflexion.

Cette poulie du spinalis cervicis n'est, comme l'a indiqué GARROD, qu'une transformation de l'aponévrose du cou. Elle est osseuse chez la plupart des Plotus, mais

reste fibreuse chez *Plotus anHINGA*. Elle semble fréquente chez les *Ciconiiformes*. CUVIER, chez *Ardea*, décrit une

poulie fibreuse sur C^5 , vertèbre où commence l'inflexion du cou en avant (p. 286). GADOW dit qu'il en existe aussi chez *Pelecanus*, et *Sula*.

Variations du spinalis capitis. — L'absence de ce muscle est rare. CUVIER l'a constatée chez *Ardea*, GARROD chez *Plotus*; elle est évidemment en rapport avec la disposition spéciale du *spinalis cervicis anticus*: celui-ci étant, du reste, très fort chez ces genres, on peut admettre que les éléments du *spinalis capitis* ont passé dans sa constitution. En tous cas, ce n'est pas la longueur du cou qui est cause de l'absence du muscle, puisqu'on le trouve chez des oiseaux comme la spatule, le flamant et le cygne.

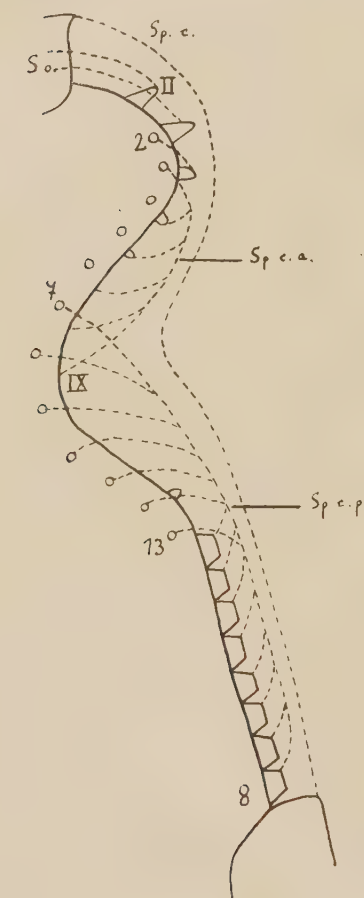


Fig. 24. — Schéma du complexe spinalis de *Spheniscus demersus*.

(Mêmes indications que pour la figure 23.)

L'origine du muscle peut reculer jusqu'à la partie postérieure du dos. Elle se fait sur les vertèbres lombaires chez *Struthio* (MECKEL). Chez *Spheniscus demersus* le muscle, extrêmement puissant,

est tout à fait isolé : il naît de l'épine antérieure de l'ilion par un tendon plat et court, puis monte jusqu'au niveau de D¹ à l'apophyse épineuse de laquelle sa gaine adhère solidement ; il se prolonge sans tendon intermédiaire, jusqu'à l'occipital. A part les *Spheniscidæ*, l'origine du muscle est toujours unie à celle des *spinales cervicis*.

Exception faite des *Spheniscidæ* et de quelques *Alcedinidæ* : *Alcedo hispida*, *Dacelo gigas* (CUNNINGHAM), le tendon intermédiaire ne manque jamais. Mais sa longueur est sujette à de grandes variations dans le détail desquelles nous ne pouvons entrer. MECKEL a recherché s'il existait un rapport entre les variations de force du muscle et le poids de la tête : son peu de développement chez les *Psittacidæ* l'a fait conclure par la négative.

Innervation. — Elle est faite par les branches internes des nerfs dorso-cervicaux. Le nerf le plus antérieur, ou branche externe du premier nerf cervical, lui parvient en traversant les muscles sous-occipitaux. Chez le manchot, où le muscle atteint l'ilion, sa partie thoracique reçoit quatre filets des quatre premiers nerfs dorso-thoraciques qui ont un long trajet oblique en arrière avant de l'atteindre.

Action. — La plupart des auteurs décrivent cet ensemble comme extenseur de la tête et redresseur du cou. Or, comme l'avait déjà fait remarquer CUVIER, la présence des courbures du cou fait que son redressement ne peut être produit par la contraction d'un seul muscle, mais seulement par l'action simultanée des extenseurs et des fléchisseurs. Prenant un solide point d'appui sur toute la crête dorsale, les trois faisceaux du *spinalis* agissent différemment : le *spinalis cervicis posticus* attire en arrière toute la seconde courbure cervicale ; mais, loin

de la redresser, il tend plutôt à l'augmenter puisqu'il rapproche la vertèbre la plus craniale de cette courbure. C⁷, de D¹ qui en est la plus caudale. Quand le cou est penché en avant, la tête sur le sol, c'est un puissant redresseur de l'ensemble.

Le *spinalis cervicis anticus*, prenant un point d'appui complémentaire sur les vertèbres de la convexité du cou, tend à redresser l'axis et, avec lui, l'atlas et le crâne. Ce mouvement d'extension dorsale du crâne est complété par le *spinalis capitis*. Agissant simultanément, l'ensemble du *spinalis* doit courber le cou et la tête sur le dos.

WATSON, et après lui GADOW, ont écrit que la station droite des *Spheniscidæ* était due à la grande force et à l'origine iliaque de leur *spinalis capitis*. Cette hypothèse est peu admissible. Le muscle n'a pas un tel volume que de maintenir vertical un oiseau du poids d'un manchot. Bien au contraire, il semble que c'est une fois la station verticale acquise que le muscle a déplacé en arrière ses origines pour gagner l'ilion. La direction des filets nerveux que nous avons décrits indique cette migration caudale.

Valeur morphologique. — La situation et l'innervation de cet ensemble montrent qu'il se rattache au système du transverso-spinalis dont il représente, au dos, la couche la plus superficielle. Mais à quelle partie de ce système appartient-il ? ALIX a écrit que c'était la suite des faisceaux obliquo-spinales que nous avons vus chez les reptiles et que nous décrirons plus loin dans le dos des oiseaux. Ce n'est pas notre avis : ces faisceaux sont profonds, situés sous le multifidus, alors que le muscle que nous étudions est superficiel par rapport à ce dernier ;

les deux coexistent d'ailleurs au dos. Le complex spinalis représente une différenciation toute nouvelle du transverso-spinalis. Tandis que le plan superficiel de ce dernier était habituellement composé de fibres obliques en avant et en haut et jamais très longues, le nouveau plan, apparu au-dessus de lui, se compose de fibres à peu près longitudinales dont le trajet est long pour la majorité, court pour les plus profondes. Chez les mammifères, nous verrons que, lorsque des fibres longitudinales analogues existent, ces fibres sont toujours interépineuses. Chez les oiseaux, leur insertion craniale est reportée sur le tubercule zygapophysaire postérieur. Pour ce motif, GADOW n'a pas cru devoir homologuer ce muscle au spinalis et l'a appelé spino-obliquus. Nous croyons cependant à l'identité des deux formations : l'obliquité du muscle serait une adaptation aux possibilités de rotation du cou ; tandis que le longissimus cervicis est oblique en avant et en dedans, le spinalis aurait pris une direction contraire. Suivant que se contracte l'un ou l'autre muscle, l'extension est donc combinée à une rotation interne ou externe.

L'identité des trois faisceaux du complex spinalis longus nous paraît certaine ; leur différenciation n'est qu'une conséquence de leur mode spécial d'action suivant la région qu'ils sont destinés à mouvoir. La plupart des auteurs ont cependant isolé le faisceau occipital. GADOW le rattache au système du semi-spinalis (voir mammifères), le reste formant son spino-obliquus ; CUVIER, OWEN, et la plupart, l'appellent biventer cervicis, en faisant l'homologue du muscle testo-capitis medialis des chéloniens. En gros, cette homologie est juste ; elle peut encore être étendue, d'après nous, au muscle transverso-

spinalis capitis des sauriens et des ophidiens. Quant aux deux autres faisceaux, ils sont généralement confondus sous le terme de long postérieur du cou ; seul, MECKEL les a séparés, mais il leur a donné les mauvais noms de cervical ascendant et de splenius du cou. Ils n'ont pas d'homologues chez les reptiles.

La question du tendon intermédiaire du faisceau occipital est difficile à résoudre. Il va d'abord de soi que ce tendon est toute autre chose que l'intersection que l'on rencontre d'habitude dans le transverso-spinalis capitis des reptiles et dans le biventer cervicis des mammifères : il s'agit en effet ici d'un tendon bien différencié et souvent très long atteignant parfois jusqu'à sept ou huit métamères. Le fait que ce tendon, lorsqu'il est court, correspond toujours à la zone d'union des deux courbures cervicales et, lorsqu'il est plus long, empiète sur la partie postérieure de la première courbure (c'est-à-dire sur les vertèbres qui sont le plus déjetées en arrière) nous indique qu'il existe une relation entre sa situation et la forme du cou. Quelle est au juste cette relation ? L'impossibilité où nous avons été d'étudier cette question sur un nombre suffisant de spécimens, nous empêche, pour l'instant, de préciser. Mais on peut se demander si sa présence n'est pas due à l'existence d'une sorte de zone neutre à l'union des deux courbures cervicales, zone au-dessus de laquelle le muscle, affecté uniquement aux mouvements céphaliques, n'a besoin que d'une faible longueur de fibres musculaires, vu la faible amplitude du déplacement de l'occipital. Au contraire la partie inférieure, plus longue, forme un long muscle, parce qu'au service des mouvements du cou dont l'amplitude est considérable.

Mm. spinales breves.

Faisceaux courts, de situations variables, unissant l'apophyse épineuse d'une vertèbre cervicale au tubercule zygapophysaire d'une des vertèbres immédiatement antérieures.

Pica. — Ce sont des faisceaux courts, appartenant au type du spinalis, c'est-à-dire spino-articulaires, qui s'étendent, indépendamment des trois longs muscles, entre deux vertèbres voisines, ou, tout au moins, rapprochées. Un premier faisceau postérieur va de l'apophyse épineuse D^1 au tubercule articulaire C^{10} . Trois autres, plus courts, unissent C^{10-9-8} à C^{8-7-6} ; profondément, ils sont en connexion intime avec les muscles interneuraux. Tout à fait en avant, deux derniers faisceaux, forts, vont des apophyses épineuses C^{4-3} aux tubercules articulaires C^{3-2} .

Variations. — Ces faisceaux existent chez tous les oiseaux, mais les antérieurs seuls sont constants et puissants; les autres, qui sont, en général, à cheval sur les deux courbures, sont toujours très faibles et très variables comme attaches. Ce n'est que chez le manchot qu'ils sont plus développés, formant deux systèmes, intermédiaires au spinalis cervicis anticus et au posticus.

L'innervation est la même que celle des spinales longi; *l'action* en est évidemment complémentaire.

Valeur morphologique. — Ces muscles ont été rattachés par les auteurs au système des muscles longs précédents (faisceaux accessoires de CUVIER et d'ALIX; muscle n° 2 de MECKEL). WATSON ne décrit qu'un d'entre eux sous le nom d'extensor colli tertius. Nous croyons pouvoir les considérer comme représentant une portion du spinalis restée rudimentaire, parce que non en relation

avec des mouvements définis du cou. Seuls, les faisceaux antérieurs sont forts, car, en fixant C² et C³, ils facilitent indirectement l'action des extenseurs de la tête.

M. multifidus dorsi.

Du sacrum et des zygapophysys dorsales aux apophysys épineuses ; oblique en haut et en avant.

Spheniscus. — Ce muscle, dans sa partie dorsale, est situé en dedans du longissimus dorsi dont il est difficile à séparer et sous l'aponévrose d'origine du spinalis dorsi. En arrière, il s'insinue dans la gouttière dorsale du sacrum et l'occupe toute entière ; ses fibres les plus longues dépassent même cette gouttière et vont se prolonger dans les muscles caudaux. Les fibres musculaires naissent essentiellement de la gouttière dorsale du sacrum ; plus en avant, elles se détachent des zygapophysys dorsales. Elles montent obliquement en haut et en avant, d'autant moins obliques qu'elles sont plus antérieures et se terminent par neuf forts tendons, larges et plats, qui s'insèrent sur l'angle postérieur des apophysys épineuses de D⁸ à C¹³ ; seul, le tendon antérieur est plus faible que les autres. Dans la partie antérieure du dos, les fibres, peu obliques, ne sautent guère qu'une ou deux vertèbres ; en arrière, beaucoup plus obliques, elles en franchissent cinq ou six.

Deux faits secondaires compliquent ce schéma : tout d'abord les fibres les plus externes du muscle, au lieu de se fixer sur les tendons, s'attachent sur l'aponévrose du spinalis et, ainsi, ne vont aux apophysys épineuses que par l'intermédiaire de celle-ci. Puis, en dedans, les tendons du transverso-spinalis reçoivent de nombreuses fibres qui viennent de la face externe des tendons des

obliquo-spinales ; la présence de ces fibres rend artificielle la séparation des deux muscles.

Pica. — La plupart des faisceaux naissent du sacrum et des tendons des obliquo-spinales ; les faisceaux d'origine zygapophysaire sont faibles. En outre, un grand nombre de fibres se détachent d'une forte aponévrose qui s'étend de l'ilion jusqu'au tiers antérieur du dos. Comme cette aponévrose donne, d'autre part, naissance à certaines fibres du longissimus, la séparation entre les deux muscles en devient d'autant moins facile.

Le type de la pie est le plus fréquent parmi les oiseaux.

Innervation. — Elle est faite par les rameaux les plus internes des branches dorsales des nerfs thoraciques.

Action. — Chez le manchot, où les vertèbres dorsales sont mobiles, le muscle, très fort dans tout son trajet, est un extenseur et un fléchisseur latéral de ces vertèbres ; son action comme rotateur doit être faible, si elle existe. Chez les oiseaux à colonne dorsale soudée, le muscle est, physiologiquement, double : toute la partie qui s'insère sur les apophyses épineuses postérieures à D¹ vient de l'ilion et du sacrum, directement ou non. Elle agit donc sur l'articulation dorso-sacrée¹, mobile. La partie antérieure s'insère sur D¹ et la dernière cervicale, c'est-à-dire sur des vertèbres non soudées et les étend sur la colonne dorsale. Cette partie antérieure est du reste toujours restreinte et c'est l'autre qui est la portion essentielle du muscle.

Valeur morphologique. — CUVIER, STANNIUS et MECKEL ont vu ce muscle et l'ont appelé les deux premiers : multifide ; le troisième : épineux du dos. OWEN, sous le nom

1. Ou, éventuellement, dorso-présacrée.

de multifide, l'a aussi décrit comme nous l'avons fait. Mais les conceptions d'ALIX et de GADOW sont tout à fait différentes. ALIX rattache le multifide à ce qu'il appelle long surépineux du dos. Il décrit à cette formation des faisceaux internes ou épineux qui sont notre multifide, et des faisceaux externes ou zygapophysaires, qui sont nos faisceaux internes du longissimus dorsi. Quant au multifide, nous avons déjà dit qu'il en voyait l'homologue dans les faisceaux obliques du longissimus. GADOW décrit le multifide du dos comme nous; mais il déclare qu'après s'être étroitement uni au niveau de la dernière cervicale avec le muscle cervical ascendant, il se continue dans tout le cou par ces faisceaux obliques que nous avons appelés longissimus cervicis et que GADOW nomme multifidus cervicis.

Nos observations ne sont pas d'accord avec les opinions de ces deux auteurs. Tout d'abord, le muscle que nous étudions est distinct du longissimus dorsi; leur commune origine sur une même aponévrose fait que, chez beaucoup d'oiseaux, ils paraissent s'unir. Mais cette union est toujours limitée à la partie postérieure du dos et la ligne des apophyses articulaires indique bien la séparation entre l'un et l'autre muscles. Ajoutons que, chez un Tinamidæ, le Nothura, où les faisceaux postérieurs du multifidus étaient très forts et très individualisés, ALIX a été obligé de les rattacher aux interépineux, quoique sa figure montre nettement leur direction oblique. D'autre part, il est pour nous certain que le multifide se termine sur la dernière cervicale : on le voit s'amincir et disparaître, en même temps que se rétrécit la gouttière interspino-zygapophysaire qui le contenait. Il n'y a pas la moindre continuation entre lui et le lon-

gissimus cervicis dont nous avons, au contraire, décrit les rapports avec le long du dos.

Nous sommes donc en droit de considérer le multifidus dorsi comme représentant, et représentant seul, les faisceaux obliques ascendants si caractéristiques du système du transversaire épineux chez la plupart des tétrapodes.

Mm. obliquo-spinales dorsi (OWEN).

Des apophyses épineuses dorsales aux apophyses articulaires ; obliques en bas et en avant.

Pica. — Du bord antérieur du sommet des apophyses épineuses L¹ à D⁵ se détachent autant de tendons qui se portent obliquement en bas et en avant. Les deux premiers sont très longs, les deux suivants plus petits, le dernier à peine indiqué. La face externe de ces tendons donne des fibres musculaires qui se jettent dans le multifidus (cf. p. 294). Leur extrémité donne des fibres qui s'attachent sur les zygapophyses du dos. Leur face interne donne des fibres qui, obliques en avant et en dedans, aboutissent aux faces latérales des apophyses épineuses et s'y mélangent en partie avec les interspinales. Vu la grande obliquité des tendons d'origine, tout ce plan musculaire s'étend depuis la première lombaire jusqu'à la dernière cervicale.

Les *nerfs* sont ceux du muscle précédent. L'*action* est aussi synergique de celle du multifidus en tant que flexion latérale ; par contre, vu l'obliquité inverse des deux muscles, les obliquo-spinales sont rotateurs en sens opposé.

Valeur morphologique. — OWEN, qui a décrit ces muscles chez l'Apteryx, leur a donné le nom que Selenka,

puis nous-mêmes leur avons conservé. La plupart des auteurs n'en font pas mention. ALIX et GADOW, qui les ont vus, les considèrent comme un faisceau des inter-épineux. Mais l'étude des reptiles nous a enseigné qu'il existait, sous le multifide, une couche disposée en sens inverse, parfois très nette et très individualisée (Ophiidiens), d'autres fois mal séparable du multifide si ce n'était la direction opposée des tendons. Les obliquo-spinales des oiseaux représentent, évidemment, les spino-articulaires des reptiles, mais moins développés et réduits à la région dorsale postérieure.

Mm. interspinales et interarticulares dorsi.

Entre les apophyses épineuses du dos ; entre les zygapophyses postérieures du dos.

Les *Mm. interspinales dorsi* ne sont bien développés que chez les Spheniscidæ (notre Spheniscus, Eudyptes de GERVAIS et ALIX). Ce sont de hautes et minces lames musculaires, allant d'une apophyse épineuse à la suivante. Le dernier va de L¹ à D⁸, le premier de D² à D¹. Chez les autres oiseaux, à colonne dorsale plus ou moins soudée, les interspinales font défaut, sauf tout à fait en avant et en arrière. C'est ainsi que Pica n'a que les deux derniers (L¹/D⁸ et D^{8/7}) et les deux premiers (D^{3/2}, D^{2/1}) c'est-à-dire ceux qui correspondent à des vertèbres encore mobiles.

Quoique signalés par ALIX, les *Mm. interarticulares dorsi* n'ont jamais été trouvés par nous nettement isolés. Les fibres qui en tiennent la place, et s'étendent entre les zygapophyses postérieures des vertèbres du dos, nous ont toujours paru faire partie du multifidus.

Mm. interneurales cervicis.

Entre les arcs neuraux des vertèbres cervicales.

Dans la partie moyenne du cou, ces muscles forment, sur la face dorsale de l'arc neural de chaque vertèbre, une couche fort épaisse qui en remplit la concavité et qui s'étend de toute cette face dorsale au bord postérieur de l'arc neural de la vertèbre précédente. En dehors, ces fibres sont interarticulaires et pourraient être dites : *Mm. interarticulares cervicis*. Superficiellement, ces muscles sont recouverts par les faisceaux des spinales breves et la transition entre les uns et les autres est insensible.

Dans la partie postérieure du cou, les apophyses épineuses apparaissent : alors les fibres internes se différencient en *Mm. interspinales* qui se confondent, à partir des dernières cervicales, avec les faisceaux antérieurs du multifidus dorsi. Dans la partie antérieure du cou, il se différencie également des *Mm. interspinales*, en rapport avec les apophyses épineuses qui se développent à partir de C⁶.

L'interneuralis le plus antérieur unit l'axis à l'atlas et est petit, caché sous les muscles sous-occipitaux.

Innervation. — Le nerf qui innerve chacun de ces muscles, branche la plus interne du nerf dorso-cervical, passe entre le faisceau interarticulaire et le reste du muscle. Il donne plusieurs branches à l'un et à l'autre, puis se termine dans le spinalis.

Action. — La contraction de ces muscles fléchit la colonne cervicale en arrière. Mais il est probable que leur rôle essentiel est d'agir comme des ligaments actifs, fixant la colonne cervicale tout en lui laissant une certaine élasticité.

Valeur morphologique. — Beaucoup d'auteurs ont appelé ces muscles interspinales. Ce terme ne peut s'ap-

plier qu'à quelques-uns, puisque la majorité des vertèbres du cou n'a pas d'apophyses épineuses. Ces muscles interneuraux du cou, malgré leur faible développement,

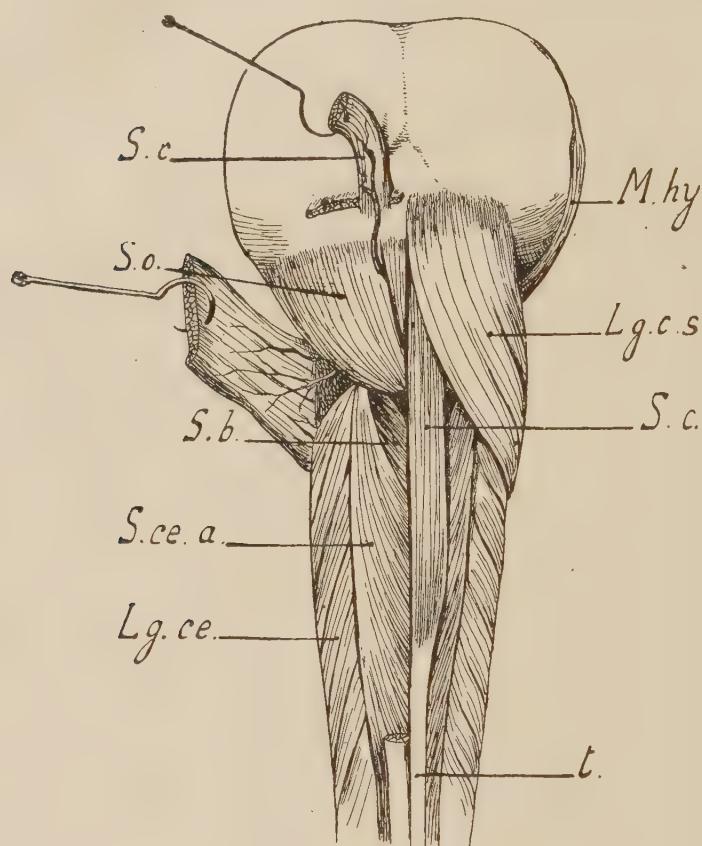


Fig. 25. — Vue dorsale du cou de *Pica caudata*, $\times 1 \frac{1}{2}$.

Lg. ce., m. longissimus cervicis ; — *Lg. c. s.*, m. longissimus capitis, coupé et récliné du côté gauche, pour montrer son innervation par les branches externes des nerfs dorsaux ; — *S. ce. a.*, m. spinalis cervicis anticus, recevant cinq faisceaux accessoires des vertèbres C^{2-4} ; — *S. b.*, m. spinalis brevis C^{2-2} ; — *S. c.*, m. spinalis capitis avec son tendon intermédiaire, *t* ; — *S. o.*, m. suboccipitalis divisé en deux faisceaux par la branche interne du premier nerf dorsal ; — *M. hy.*, musculature hyoïdienne.

représentent tout le système du transverso-spinalis de cette région. Nous avons dit en effet que les faisceaux

les plus antérieurs du multifidus dorsi venaient se continuer dans les interneuraux des derniers espaces cervicaux. L'énorme réduction de ce système est corrélative à l'apparition et au grand développement de l'ensemble du spinalis.

Mm. suboccipitales.

De l'apophyse épineuse de l'axis et de l'arc postérieur de l'atlas à l'occipital.

Ce groupe musculaire forme une masse triangulaire épaisse, qui prend son origine principale sur le bord antérieur et les faces latérales de la forte apophyse épineuse de l'axis. D'autres fibres, moins nombreuses, se détachent de la face dorsale de l'arc neural de l'atlas. L'ensemble, divergeant en éventail, s'insère sur la face postérieure de l'occipital, au-dessous du longissimus et du spinalis capitis.

La branche interne du premier nerf cervical traverse le muscle, à peu de distance de la ligne médiane, pour se rendre au spinalis capitis. Se basant sur le passage du nerf, on peut, à la suite de quelques-uns, distinguer un faisceau interne, plus petit et un faisceau externe plus grand et plus oblique. La séparation des deux faisceaux n'est pas toujours possible : elle peut se faire sans trop de difficulté sur Pica, est très aisée sur Spheniscus, mais impossible sur Scops. L'un et l'autre de ces faisceaux prennent des attaches à l'axis et à l'atlas. En dehors du faisceau externe, on trouve encore, chez Spheniscus, un faisceau identique mais qui vient de l'apophyse épineuse de C³. Ce faisceau de C³ est rare chez les oiseaux : WATSON le signale aussi chez les manchots, mais GERVAIS et ALIX n'en parlent pas. OWEN l'a rencontré chez Apte-

ryx. CUVIER et GADOW écrivent qu'on peut même rencontrer un quatrième faisceau provenant de C⁴ ; ils ne spécifient pas sur quelles espèces.

Innervation. — Les différents faisceaux de ce muscle sont innervés par la branche interne du premier nerf dorso-cervical qui les traverse. La branche externe de ce nerf, ainsi que le deuxième nerf, contournent le faisceau externe du muscle suboccipitalis, mais sans lui donner de rameaux.

Action. — C'est un puissant extenseur et fléchisseur latéral de la tête.

Valeur morphologique. — Presque tous les auteurs considèrent cet ensemble comme représentant les droits postérieurs de la tête et, homologue, à ce titre, aux deux droits des mammifères. Ils distinguent un, deux, ou trois droits suivant que chez l'oiseau étudié les faisceaux sont plus ou moins faciles à isoler ou qu'il en existe un venant de C³. Ce dernier a été nommé splenius capitis par WATSON. Morphologiquement, on considère généralement le faisceau interne comme un interépineux, l'externe comme un demi-épineux (GADOW) ou un obliquo-spinalis (ALIX).

L'étude que nous avons faite du muscle suboccipitalis des reptiles nous indique que c'est à lui que correspond, sans doute possible, le muscle de même nom des oiseaux. Celui-ci doit donc être considéré comme une modification des couches profondes de la partie céphalique du système du transverso-spinalis. Différencié à une époque où les différents faisceaux de ce système ne sont pas encore individualisés en muscles nets, on ne peut dire qu'il appartienne à un muscle plus qu'à un autre, malgré les ressemblances d'aspect qu'il peut affecter avec tel ou

tel suivant les ordres. En ce qui concerne sa comparaison avec les mammifères, les deux faisceaux, qui sont l'un et l'autre atloïdien et axoïdien, ne peuvent être homologués respectivement aux deux droits postérieurs. Comme l'a fait remarquer CHAPPUIS, le faisceau interne seul, situé en dedans de l'émergence de la branche interne du nerf C¹, correspond aux droits ; le faisceau externe correspond aux obliques.

§ 3. RÉGION CAUDALE. — La forte saillie du bassin sépare les faisceaux musculaires de cette région des muscles du dos, sauf chez les *Spheniscidæ* où un faisceau d'union s'étend des uns aux autres.

M. dorsalis caudæ.

De l'ilion, du sacrum et des apophyses transverses caudales aux apophyses épineuses caudales et au pygostyle.

Pica. — La majeure partie de ce muscle naît sur la face postérieure de l'ilion excavé à cet effet en gouttière le long de la ligne médiane, et sur les apophyses transverses sacrées postérieures ; plus loin, d'autres fibres se détachent de la face supérieure des cinq apophyses transverses caudales. L'ensemble fait une grosse masse triangulaire qui se termine sur les apophyses épineuses des cinq vertèbres caudales et sur la crête du pygostyle. La face superficielle du muscle présente sept tendons : les cinq premiers, peu nets, pour le sommet des cinq apophyses épineuses, les deux derniers, très forts, pour le pygostyle.

Les fibres du muscle sont obliques en arrière et en dedans, mais cette obliquité diminue à mesure qu'on se rapproche des plans profonds dont les fibres sont, en

autre, beaucoup plus courtes. On passe ainsi, insensiblement, à un dernier plan fait de fibres intertransversaires (*Mm. intertransversarii caudæ*) et interépineuses (*Mm. interspinales caudæ*).

Variations. — Chez un certain nombre d'oiseaux, ce muscle peut être séparé en deux parties : la partie superficielle, plus forte, correspond aux fibres d'origines iliaque et sacrée ; la partie profonde, plus faible, correspond aux fibres qui viennent des apophyses transverses caudales. Cette division est assez nette chez les *Spheniscidæ* quoiqu'un peu artificielle. GADOW, chez un *Anatidæ*, le *Mergus*, a séparé le muscle en six ou sept faisceaux ; cette subdivision est inutile.

Innervation. — Le *dorsalis caudæ* reçoit la totalité des branches dorsales des nerfs caudaux.

Action. — Ce muscle est un puissant releveur de la queue quand il se contracte des deux côtés ; agissant unilatéralement, il est fléchisseur latéral et légèrement rotateur par sa partie profonde.

Valeur morphologique. — C'est le *levator coccygis* de WATSON et GADOW, le *levator caudæ* d'OWEN et de MECKEL, l'*interépineux sacro-sus-caudien* de CUVIER. GERVAIS et ALIX appellent la portion superficielle *sacro-coccygien supérieur*, la profonde, transversaire *épineux*. Pour nous, il est impossible de classer ce muscle dans un des systèmes définis de l'épisome. Son innervation montre qu'il représente toute la musculature dorsale de cette région ; seuls, se sont isolés les petits faisceaux intervertébraux. Tout le reste constitue un tout homogène, où l'on peut bien, comme l'a fait GADOW, isoler des faisceaux, mais dont aucun ne peut être rattaché plutôt au transverso-spinalis qu'au longissimus. Ce fait tient au raccour-

cissement considérable de la queue des oiseaux et à la condensation, en un court espace, de nombreux métamères. Les parties dorsales des myotomes ont alors évolué pour donner un muscle unique, bien spécial, et adapté aux mouvements particuliers de la queue. Ajoutons que les parties ventrales ont pris une différenciation encore plus typique puisqu'elles sont entrées en relation avec les rectrices.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

Essayons de nous faire une vue d'ensemble de l'épissime des oiseaux en réunissant les données que nous possédons sur ses muscles et sur son squelette. Nous passerons successivement en revue les trois régions thoracique, cervicale et caudale.

Au dos, la musculature est en rapport avec une colonne vertébrale plus ou moins oblique, que caractérise essentiellement une rigidité très prononcée, ou même complète si toutes les vertèbres sont soudées. Lorsque l'ensemble de cette colonne est mobile, il l'est par rapport au sacrum qui lui sert de point fixe, et, d'autre part, il sert lui-même de point fixe à la région cervicale dont la mobilité est toujours très considérable. Il s'ensuit que la musculature de l'épissime, dans la région thoracique, sera elle-même disposée soit en vue des mouvements du thorax sur le sacrum (et le bassin), soit en vue de ceux du cou sur le thorax. Très réduite, cette musculature présente néanmoins les trois grandes divisions qu'elle offrait déjà chez les reptiles ; chacune d'elle conserve les mêmes rapports généraux, mais les différences sont notables.

L'ilio-costalis est le plus atrophié des trois systèmes. La fixité des côtes lui enlève tout rôle comme moteur de celles-ci et sa seule raison d'être est de fléchir le thorax sur le bassin ; de là, sa moindre atrophie chez les Spheniscidæ où l'articulation dorso-sacrée (exactement dorso-présacrée) est bien mobile. Le longissimus agardé, comme chez les reptiles, ses deux chefs d'insertion, mais, à part ce fait, il a bien perdu son caractère métamérique, comme du reste l'ilio-costalis. Sa réduction s'accuse par une tendance à se souder aux muscles voisins, ce qui explique qu'il soit si différemment décrit suivant les auteurs. Le transverso-spinalis est le moins modifié des trois systèmes. Il a toujours les trois couches (multifidus, obliquo-spinales, et interspinales) que nous avons reconnues chez les reptiles, mais ce sont les faisceaux destinés à l'articulation dorso-sacrée qui offrent le plus grand développement, le reste du muscle allant s'atrophiant vers l'avant.

Au cou, nous avons dit qu'il existait deux courbures dont la supérieure est convexe en arrière, l'inférieure en avant. En conséquence, et pour chaque courbure, les muscles pré et rétrovertébraux du cou pourront être rangés en deux catégories : les uns exagéreront la courbure, les autres la redresseront, en tout ou en partie suivant les espèces considérées. Dans l'épisome, nous rencontrerons donc les faisceaux producteurs de la seconde courbure, l'inférieure, et les faisceaux redresseurs de la première. Ceci découle du simple examen de la colonne cervicale d'un oiseau et nous devons répéter ce que nous avons écrit plus haut (p. 270) après CUVIER, c'est que l'extension, comme la flexion complète du cou, ne peuvent être produites que par l'action simultanée de muscles ventraux et dorsaux, et que c'est une erreur de vouloir,

comme l'ont fait plusieurs auteurs, réserver aux premiers le rôle de fléchisseurs, aux seconds, celui d'extenseurs.

C'est à un nouvel ensemble musculaire, celui du spinalis, qu'est dévolu dans le cou des oiseaux le rôle principal pour la flexion et la déflexion des courbures. Prenant un solide point d'appui sur les apophyses épineuses thoraciques, ce groupe va s'insérer sur les vertèbres de la courbure inférieure qu'il tend à exagérer et sur l'avant-dernière de la courbure supérieure qu'il tend à redresser. Un troisième faisceau, céphalique, complète l'action du second. Tous ces faisceaux agissent synergiquement quand l'oiseau, ayant la tête sur le sol, veut la relever, et leur rôle peut alors être comparé à celui du ligament de la nuque des mammifères, chose qu'avait déjà fait ressortir VICQ D'AZYR. Chez les sauriens, où les mouvements du cou étaient presque uniquement latéraux, le spinalis faisait défaut, ou tout au plus était-il représenté par les faisceaux d'origine épineuse du transverso-spinalis capitis. Les muscles testo-capitis medialis et cervico-capitis medialis des chéloniens, qui sont également en rapport avec des mouvements sagittaux du cou, ont aussi une analogie incontestable avec le spinalis. Mais ce n'est que dans le cou des oiseaux, où les mouvements dans le plan sagittal dépassent énormément en importance les mouvements latéraux, que l'on voit vraiment apparaître ce nouvel ensemble musculaire, étroitement adapté à la nouvelle fonction.

Le reste du transverso-spinalis est remarquablement atrophié, étant réduit aux seuls muscles courts intervertébraux. Il est probable que cette atrophie est fonction de l'apparition et de l'énorme développement du spinalis. Celui-ci aurait absorbé toutes les couches superficielles

du transverso-spinalis dont il dérive incontestablement, comme l'indiquent sa situation, ses attaches et son innervation.

Quant au longissimus, il s'est adapté à une nouvelle fonction. Ce n'est plus, comme chez les reptiles, un muscle métamérisé ; il est composé de faisceaux polymériques superposés que la suppression de leur insertion costale a rendu obliques. Ce faisant, il a pris les fonctions habituellement dévolues au multifidus dont il compense l'absence : c'est lui qui détermine essentiellement les mouvements de rotation de la colonne. Il est curieux de remarquer qu'ayant acquis le rôle et les fonctions du multifidus, il en a pris l'aspect ; de là vient que beaucoup d'auteurs, se basant uniquement sur l'apparence, l'ont confondu avec ce dernier muscle.

Dans la région antérieure du cou, le voisinage de la tête influe sur la disposition des couches musculaires : d'où l'apparition des muscles propres de la tête que nous avons décrits. Ces muscles ne dépassent jamais la première courbure cervicale à laquelle semble ainsi essentiellement réservé le rôle de soutien céphalique. Une exception semble devoir être faite pour le long spinalis capitis ; mais nous avons fait remarquer à ce sujet que l'existence en lui d'un tendon intermédiaire au niveau de la jonction des deux courbures, et souvent de celle-ci jusqu'à l'axis, isolait un ventre plus nettement dévolu à la tête.

Les muscles de la tête ne peuvent mouvoir celle-ci que s'ils ont en arrière un point d'appui bien fixé. De là, le plus grand volume des muscles courts (spinales breves surtout) de la partie antérieure du cou ; de là, probablement, l'apparition sur les premières cervicales d'apophyses épineuses. Celles-ci sont d'autant plus marquées qu'on

s'approche de l'axis; elles sont de plus en rétroversion, c'est-à-dire qu'elles offrent un bras de levier plus favorable aux muscles auxquels elles servent de point d'appui. Physiologiquement, ces vertèbres sont donc comparables aux dorsales antérieures des crocodiliens et des mammifères qui, servant elles aussi de soutien aux muscles dorsaux moteurs de la tête, ont leurs apophyses épineuses en rétroversion.

Ajoutons que c'est évidemment à une cause analogue qu'est due la réapparition, à la partie postérieure du cou, des apophyses épineuses : ces apophyses servent de bras de levier aux muscles thoraciques qui amarrent la colonne cervicale à la colonne dorsale et l'empêchent de tomber en avant. Pour que l'action soit favorable, le bras de levier doit être incliné en sens inverse : aussi ces apophyses sont-elles en antéversion.

A la queue, la musculature épisomatique est devenue très simple, réduite à un seul muscle. Il est évident que cette simplicité est secondaire et résulte du raccourcissement et de la condensation de l'appareil caudal des oiseaux.

Tout ce qui précède montre que les muscles de l'épisome des oiseaux ne jouent qu'un très faible rôle dans leur locomotion, puisque ceux à qui serait, par excellence, dévolue cette fonction, c'est-à-dire ceux de la région thoracique, sont en voie d'atrophie manifeste, conséquence nécessaire de l'immobilité de la colonne dorsale en rapport elle-même avec l'adaptation au vol. Cela nous explique l'homogénéité très grande de cette musculature, en opposition avec les différences que nous avons constatées entre les divers ordres de reptiles et avec celles que nous constaterons, plus tard, entre les divers types loco-

teurs des mammifères. Qu'il s'agisse d'un oiseau bon voilier comme la pie, d'un bipède exclusivement terrestre comme l'apteryx, ou d'un nageur ayant perdu jusqu'au plus ultime degré la faculté de voler comme le manchot, au fond les muscles ne présentent pas de bien grandes variations. L'étude de l'épisome confirme donc ce qu'enseignait déjà toute la structure générale des oiseaux : c'est que l'adaptation au vol imprègne si profondément tous leurs caractères anatomiques que même les espèces qui ont perdu, secondairement, cette adaptation conservent, très caractéristique, le type général de leur classe.

CHAPITRE VII

LES MUSCLES DE L'ÉPISOME CHEZ LES MAMMIFÈRES

Dans cette classe, et contrairement à toutes les précédentes, les descriptions myologiques de l'épisome sont très nombreuses. Nous nous trouvons donc en présence d'une masse énorme de documents auxquels il faut encore ajouter les résultats de nos dissections personnelles. Utiliser cet ensemble pour décrire les muscles chez tous les groupes, les uns après les autres, serait sans intérêt car, entre les divers ordres de mammifères, il n'existe pas les différences considérables que présentaient ceux des reptiles. Mais, d'autre part, l'homogénéité remarquable que nous avons trouvée chez les oiseaux n'existe pas non plus, en raison des adaptations très diverses auxquelles sont soumis les mammifères.

Aussi, avons-nous cru bon de ranger, au point de vue qui nous occupe, les mammifères en cinq groupes. Le premier, le plus volumineux, comprend tous les mammifères marcheurs, coureurs, grimpeurs ou sauteurs, qui, dans la locomotion terrestre, utilisent sinon toujours, du moins parfois, leurs quatre membres, abstraction étant faite des primates et des monotrèmes. Ce groupe comprend donc des animaux à adaptations très variées, depuis les phoques jusqu'aux galéopithèques, mais tous caractérisés par ce fait que deux bipèdes soutiennent leur colonne.

Le deuxième groupe est réservé aux monotrèmes, en raison des caractères primitifs que présentent ces animaux.

Le troisième groupe est celui des chéiroptères, à locomotion exclusivement aérienne.

Le quatrième est celui des cétacés et des siréniens.

Le cinquième, enfin, comprend les primates. A vrai dire, seuls l'homme et les anthropoïdes dont la colonne vertébrale est droite ou oblique et supportée, soit exclusivement, soit en grande partie, par le bipède postérieur, devraient être étudiés à part. Les singes proprement dits et les lémuriens rentrent tout à fait dans le premier groupe. Il nous a semblé cependant préférable de les étudier à côté des anthropoïdes et de l'homme parce que cette manière de faire prêtait plus aisément à la comparaison.

ARTICLE I. — MAMMIFÈRES QUADRUPÈDES

I. — ÉTUDE DU SQUELETTE

Les vertèbres des mammifères se différencient de celles des autres amniotes par l'existence presque générale de disques épiphysaires. En ce qui a trait à leurs modes d'union, on ne peut plus parler ici de type pro-cœle ou opisthocœle, car les faces en contact des corps vertébraux sont généralement aplaties ou conformées en selle : l'élément essentiel de l'articulation est un disque fibro-cartilagineux intervertébral, comme nous n'en avons rencontré jusqu'ici que chez les Crocodilia parmi les amniotes.

On peut diviser la colonne des Mammalia en quatre

régions successives : cervicale, thoraco-lombaire, sacrée et caudale¹.

Région cervicale. — Elle comprend presque toujours sept vertèbres, habituellement libres. Chez *Dipus*, les six dernières sont soudées en un seul bloc. Chez *Dasy-pus*, C²⁻⁴ et C⁵⁻⁶ sont unies en deux pièces.

L'atlas et l'axis ont des apophyses nettement caractérisées. L'apophyse transverse de l'atlas est très large, aplatie transversalement en une énorme lame. Par contre, l'apophyse épineuse est réduite à un tubercule. Sur l'axis, l'apophyse transverse n'a rien de spécial, mais l'épineuse forme une crête très haute et très longue, dont les dimensions sont en rapport avec celles de l'apophyse transverse de l'atlas. C'est aux muscles suboccipitales qu'il faut attribuer ces dispositions et c'est chez les *Carnivora*, où ces muscles ont le plus grand volume, que les apophyses correspondantes sont le plus développées. Nous avons déjà signalé cette relation chez les reptiles.

Les cinq autres vertèbres cervicales présentent des caractères communs. Leurs épines sont toujours petites, sinon absentes. Il est exceptionnel qu'elles soient volumineuses (*Didelphys*). D'habitude, elles sont nulles sur C³ et C⁴, puis vont en augmentant sur les trois vertèbres suivantes ; de plus, elles sont en antéverson. Comme d'autre part, l'apophyse épineuse de l'axis est souvent en légère rétroversion, il semble qu'il existe, correspondant soit à C³, soit à C⁴, un centre de mouvement médio-cervical, analogue à la vertèbre diaphragmatique du dos, mais beaucoup moins indiqué. Les apophyses transverses cir-

1. Dans toute cette description, nous aurons particulièrement en vue le squelette du chien, puisque les muscles de cet animal sont ceux que nous étudierons plus spécialement.

conscrivent, à leurs bases, un trou transversaire; leur extrémité s'épanouit en une large lame, parfois réduite à un tubercule, ventralement dirigée et en rapport avec les muscles de l'hyposome. On considère souvent cette lame comme ayant la valeur d'un élément costal, ce que l'embryologie ne confirme que pour quelques vertèbres. Dorsalement, l'apophyse transverse supporte une saillie volumineuse, le tubercule postérieur, qui représente la suite des apophyses transverses du dos et donne, comme celles-ci, attache aux muscles de l'épisome. Les apophyses articulaires ont leur plan de contact oblique en dedans et en bas, comme aux lombes, mais un peu plus horizontal : les mouvements de rotation y seraient impossibles (H. VIRCHOW). Sur ces apophyses on observe des saillies qui continuent dans le cou la série des rugosités mamillaires et styloïdes du dos et des lombes.

Région thoraco-lombaire. — La plupart des anatomistes distinguent dans cette région les vertèbres dorsales, pourvues de côtes, et les vertèbres lombaires, privées de ces appendices. Mais cette division n'est valable que pour l'hyposome. Considérées au point de vue de l'épisome, on voit en effet les vertèbres thoraco-lombaires s'orienter autour d'une vertèbre centrale, déjà signalée par GALIEN, que l'on peut appeler, avec GIEBEL, vertèbre diaphragmatique (v. anticlinale de BURMEISTER, v. limite de VIRCHOW). STRAUSS-DURCKHEIM, GIEBEL, et quelques autres, ont voulu substituer à l'ancienne nomenclature, basée sur la présence ou l'absence de côtes, une nouvelle basée sur la position de cette vertèbre. A notre avis, c'est là une erreur. La considération de la musculature montre bien que, par rapport aux muscles de l'épisome et à la locomotion de l'animal, la division de la

colonne en deux parties séparées par la vertèbre anticlinale est primordiale. Mais si l'on se place au point de vue des rapports avec l'hyposome et surtout avec les viscères, la division par rapport aux côtes reprend toute sa valeur. Adopter uniquement l'un ou l'autre point de vue serait unilatéral, et en tous cas, nous croyons que les mots de « vertèbres dorsales » et « vertèbres lombaires » ont actuellement une signification trop universellement acceptée pour qu'on puisse, comme l'ont fait les auteurs précédents, les détourner de leur sens (136 *bis*).

Dans les lignes qui vont suivre, nous considérerons à la colonne une portion prédiaphragmatique et une rétrodiaphragmatique séparées l'une de l'autre par la vertèbre diaphragmatique, mais nous agissons ainsi parce que nous parlons de l'épisome et que, seuls, les rapports de la colonne avec celui-ci nous intéressent. Pour qui au contraire, étudie l'hyposome et les viscères, la division classique est la seule acceptable.

α) *Vertèbres prédiaphragmatiques*. — Elles correspondent aux vertèbres dorsales, à l'exception généralement des dernières. Chez le chien, sur treize dorsales, dix sont prédiaphragmatiques. Le volume des corps diminue d'avant en arrière. Les apophyses épineuses sont toujours bien marquées; habituellement, la première est très haute et très longue; les suivantes vont en diminuant jusqu'à la dernière. De plus, toutes ces apophyses sont en rétroversion et celle-ci s'accroît en général d'avant en arrière. Il semble que la longueur et la force des premières épines soient en rapport avec le poids de la tête et du cou que le ligament de la nuque relie à ces saillies osseuses. Elles atteignent en effet le maximum de dimensions chez les mammifères à tête lourde ou à cou

très long, comme le rhinocéros et la plupart des Ungulata. Chez ceux-ci, toute la moitié supérieure des premières apophyses est uniquement destinée à donner attache au ligament et reste indépendante des muscles. L'action de ceux-ci ne peut donc être invoquée, ni dans la genèse, ni dans l'obliquité des épines. Il faut ajouter que, chez certains mammifères, la ou les deux premières apophyses épineuses peuvent être très basses, ce qui tient à ce qu'elles sont au service de la courbure cervicale : le type dorsal ne débute alors qu'à D² ou D³ : *Erinaceus*, *Lepus*, etc.

Les apophyses transverses se détachent de la base des arcs neuraux, se dirigent à peu près transversalement en dehors et ne sont jamais très longues. Sur leur face ventrale, plus ou moins près de l'extrémité, elles portent une facette qui s'articule avec la tubérosité des côtes. Leur sommet se soulève généralement, du côté dorsal, en une saillie musculaire, souvent dédoublée en une craniale et une caudale, qui correspond aux apophyses mamillaire et styloïde que nous décrirons plus loin, sur les vertèbres post-diaphragmatiques.

Les apophyses articulaires ne méritent guère ce nom. Ce sont de simples facettes dont le plan de contact est oblique en bas et en avant, ce qui permet les mouvements de rotation (VIRCHOW). L'apophyse postérieure est taillée sur le bord postérieur de l'arc neural ; l'antérieure est supportée par une légère saillie du bord antérieur de l'arc. Aucune des deux ne possède de tubercules d'insertions musculaires.

β) *Vertèbres post-diaphragmatiques*. — Elles sont, presque toujours, plus volumineuses que les précédentes, et, à leur opposé, augmentent de force et de longueur

d'avant en arrière. Elles comprennent toutes les lombaires plus, habituellement, une, deux ou trois dorsales (deux chez le chien). Leurs apophyses épineuses, toujours plus basses et plus épaisses que celles des prédiaphragmatiques, vont augmentant de dimensions d'avant en arrière; elles sont en antroversion et ce caractère diminue dans le même sens. Les apophyses transverses des vertèbres douées de côtes sont encore petites; généralement, elles ne s'articulent plus avec les tubérosités costales. Celles des vertèbres lombaires (apophyses costiformes) augmentent de longueur d'avant en arrière et arrivent à atteindre, sur les dernières lombaires, de très grandes dimensions; elles sont toujours en antroversion et, souvent aussi, inclinées du côté ventral. Cette dernière disposition, qui augmente la largeur de la gouttière destinée aux muscles de l'épisome, nous a paru toujours beaucoup plus marquée sur les sauteurs (*Dipus*, *Macropus*, *Lepus*, etc.). En outre, ces apophyses naissent maintenant du corps vertébral même et non plus de l'arc neural: il y a donc, au niveau des lombes, abaissement du septum horizontal.

Du bord postérieur de l'arc neural, au niveau de sa base, se détache une saillie pointue, plus ou moins longue, qui se dirige directement en arrière: c'est l'apophyse styloïde (apophyse accessoire de l'anatomie humaine; anapophyse d'OWEN). C'est toujours dans la partie moyenne de la région qu'elle est le plus accusée; dans la partie postérieure, elle s'efface; dans l'antérieure, elle entre en rapport avec la base de l'apophyse transverse avec laquelle elle ne tarde pas à se confondre. Le tubercule, très peu accusé, que présente en arrière le sommet des apophyses transverses de la région prédiaphragmatique peut être

considéré comme homologue de ces apophyses, du moins au point de vue des insertions musculaires. Nous pensons en effet que ces apophyses ne sont autre chose que les tubercules d'insertion des tendons internes du longissimus dont, toujours, elles reçoivent l'attache.

Les apophyses articulaires ont leurs plans de contact obliques ventralement et médialement, ce qui exclut la possibilité de mouvements de rotation (VIRCHOW). Le sommet des apophyses antérieures se soulève en une forte saillie, l'apophyse mamillaire (métapophyse d'OWEN, apophyse accessoire de STANNIUS, apophyse antoblique de STRAUSS-DURCKHEIM) que nous regardons comme un tubercule d'insertion musculaire ; elle peut égaler ou même dépasser en hauteur l'apophyse épineuse (*Lepus*, *Dasy-pus*). Ces apophyses sont en antéverson et, comme les épineuses et les transverses, augmentent d'avant en arrière. En se basant sur les insertions musculaires, on peut regarder comme les représentant, dans la région prédiaphragmatique, le petit tubercule que porte, cranialement, le sommet des apophyses transverses du dos.

La question des apophyses mamillaires et styloïdes a été rendue complexe par ce fait que beaucoup d'auteurs ont voulu voir soit dans la première (CRUVEILLIER, SAPPEY, DEBIERRE, BEAUNIS et BOUCHARD), soit dans la seconde (THEILE, GEGENBAUR, POIRIER et CHARPY), l'homologue des apophyses transverses du dos ; l'apophyse transverse des lombes deviendrait alors l'homologue des côtes. Sans vouloir discuter à fond cette question, nous ferons seulement remarquer que : 1° les apophyses mamillaires paraissent n'être que les saillies d'insertion du longissimus et du semi-spinalis. Elles peuvent envahir la région prédiaphragmatique ; chez *Otaria*, par exemple, on les

suit jusqu'à D¹, toujours très distinctes des apophyses transverses. Elles nous semblent correspondre aux saillies d'insertion que présentaient, pour les mêmes muscles, les apophyses articulaires des reptiles; mais, chez ceux-ci, c'était généralement l'apophyse articulaire postérieure qui formait le lieu d'attache; 2° les apophyses styloïdes ne semblent être autre chose que la saillie d'insertion des tendons internes du longissimus. Elles sont particulièrement développées chez les mammifères dont les lombes sont très longues, de même chez ceux qui sont pourvus de queue car, dans ce cas, elles donnent attache à la partie lombaire du longissimus caudæ. Quoique rarement, on peut les voir bien développées au dos. Leur force et leur situation paraît dépendre essentiellement de la disposition des muscles et de la longueur de la colonne lombaire. Quand le longissimus caudæ est grand, ces apophyses sont longues et logées très bas, contre ou sur les apophyses transverses. Quand le longissimus caudæ est faible ou absent, et que la colonne lombaire est courte, les apophyses styloïdes, plus petites, si même elles existent, sont situées haut, tout près des apophyses articulaires antérieures.

Ce que nous venons de dire nous porte à penser que les apophyses styloïdes, comme les mamillaires, sont de simples tubercules d'insertion dont la situation, dépendant essentiellement des variations des muscles spinaux, est extrêmement variable : les apophyses mamillaires des cétacés sont sur les apophyses épineuses. On doit leur refuser la valeur d'apophyses transverses. Cela ne préjuge du reste pas de la signification des apophyses transverses des lombes qu'on peut regarder soit comme des apophyses transverses, soit comme des apophyses

costales, soit comme l'union de l'une et de l'autre.

γ) *Vertèbre diaphragmatique*. — Intermédiaire aux deux régions précédentes, elle a des caractères en rapport avec sa situation. L'apophyse épineuse, très basse, est verticale. L'apophyse articulaire antérieure a le type prédiaphragmatique, mais la postérieure a le type post-diaphragmatique. Les apophyses mamillaire et styloïde sont réduites à deux tubercules logés sur le sommet de l'apophyse transverse et regardant, le premier en arrière, le second en avant. Latéralement, cette vertèbre porte une côte, qui est, en général, la dernière des fausses côtes non flottantes.

Nous devons ajouter que la distinction entre les deux régions que nous venons de décrire n'est pas toujours aussi nette. Chez les carnivores, elle est remarquablement apparente, chez beaucoup de rongeurs et d'insectivores, aussi. Par contre, chez certains édentés et grands ongulés (rhinocéros, éléphant) toutes les apophyses épineuses sont en rétroversion; on attribue souvent cette disposition, chez les derniers, au poids de la tête. Nous nous demandons si l'absence de vertèbre diaphragmatique nettement indiquée ne serait pas plutôt due à la démarche spéciale, tout d'une pièce, de ces animaux où les deux trains ne s'opposeraient plus l'un à l'autre.

Enfin, il faut mentionner que, chez les Edentata Xenarthra, il existe des articulations supplémentaires dans la région post-diaphragmatique. On peut les considérer comme résultant du contact de la face externe des apophyses mamillaires avec un prolongement des apophyses transverses qui a, peut-être, la valeur d'une apophyse styloïde; cette disposition assure à la colonne lombaire une solidité particulièrement marquée.

Région sacrée. — Elle comprend un petit nombre de vertèbres soudées en un sacrum qui s'articule avec les ilions par le sommet de ses apophyses transverses. Les apophyses mamillaires et les apophyses épineuses subsistent, tantôt isolées, tantôt soudées en crêtes longitudinales.

Région caudale. — On peut, chez les mammifères à queue bien développée, subdiviser en deux cette région. La partie antérieure, ou base de la queue, ne comprend guère que quatre à six vertèbres. Celles-ci ont de larges apophyses transverses, souvent rétroversées, et naissant du milieu du corps vertébral, des apophyses épineuses assez hautes et en légère rétroversion, des apophyses mamillaires bien indiquées. Dès qu'on arrive à la septième caudale, ce type se modifie : les apophyses articulaires postérieures se réunissent aux épineuses puis, bientôt, les unes et les autres disparaissent, ainsi que l'arc neural. Les apophyses transverses diminuent et se réduisent à un petit tubercule, de même pour les apophyses mamillaires. Tout à fait à la fin de la queue, ces saillies elles-mêmes font défaut.

Etude d'ensemble. — La colonne vertébrale des quadrupèdes décrit deux courbures : l'une dorso-lombaire, à concavité inférieure, l'autre cervicale, à concavité supérieure.

L'existence de la première courbure est liée au fait que les mammifères marchent sur des membres dressés (L. VIALLETON). Ayant à supporter tout le poids des viscères qui, chez les reptiles, reposaient sur le sol par l'intermédiaire de la paroi ventrale, la colonne doit s'incurver en une voûte plus ou moins marquée, mais toujours constante et qui, grâce aux disques intervertébraux,

jouit d'une grande élasticité (cf. Crocodilia). Cette voûte est constituée par les vertèbres thoraciques et lombaires et son sommet est situé très généralement un peu en arrière de la vertèbre diaphragmatique. Elle forme pont entre les deux bipèdes, mais son point d'appui essentiel est en arrière, sur le bipède postérieur. Nous avons vu précédemment que toutes les vertèbres de cette voûte étaient orientées par rapport à la vertèbre diaphragmatique. Celle-ci peut donc, jusqu'à un certain point, être considérée comme le centre de mouvement du tronc.

La courbure cervicale a pour effet de redresser la tête au-dessus du tronc; elle s'arrête habituellement à l'axis. En effet, étant donné que le trou occipital regarde, chez tous les quadrupèdes, directement en arrière, la portion terminale du cou devient horizontale pour s'articuler avec les condyles occipitaux. La grande apophyse épineuse de l'axis correspond à l'endroit où la courbure change de direction.

Cette courbure cervicale n'a pas, par elle-même, la stabilité que présentait la voûte thoraco-lombaire. Aussi est-elle maintenue, chez presque tous les mammifères, par un puissant ligament élastique, le ligament de la nuque. En avant, celui-ci aboutit à l'axis et au crâne; en arrière, aux premières apophyses épineuses dorsales et nous avons considéré cette insertion comme la cause probable de la grande hauteur, de la force et de la rétroversion de ces apophyses. Chez les espèces à long cou ou à lourde tête (grands ongulés), le ligament de la nuque est particulièrement puissant et son origine peut s'étendre jusqu'aux vertèbres lombaires. Au-dessus du ligament, toute la concavité du creux cervical est occupée, sur la ligne médiane, par un septum fibreux, le septum nuchal,

qui donne attache à de nombreux muscles, suppléant ainsi à l'insuffisance des apophyses épineuses cervicales.

Les diverses apophyses que nous avons décrites déterminent, tout le long de la colonne vertébrale, des gouttières souvent très nettes. C'est ainsi qu'aux lombes il existe, entre les apophyses épineuses et mamillaires, une gouttière profonde, de plus en plus étroite vers l'avant, que nous verrons correspondre, exactement, au transverso-spinalis. En dehors de celle-ci, une gouttière beaucoup plus large s'étend entre les apophyses transverses et mamillaires et appartient au longissimus et à l'ilio-costalis. Sa portion interne, isolée par les apophyses styloïdes, correspond plus particulièrement au longissimus caudæ. Au dos, les tubercules représentants des apophyses mamillaires se portent sur les sommets des apophyses transverses et la gouttière du transverso-spinalis s'élargit d'autant. La gouttière externe n'est plus délimitée en dehors et envahit les côtes. Au cou, la gouttière interne se continue entre les apophyses épineuses et les rugosités qui font saillie à la face dorsale des apophyses articulaires; la gouttière externe s'étend de celles-ci jusqu'au tubercule postérieur des apophyses transverses. Au sacrum et à la partie antérieure de la queue enfin, la gouttière du transverso-spinalis devient très étroite, celle du longissimus s'agrandit énormément. Ainsi, jusqu'à un certain point, les dispositions du squelette permettent de préjuger du volume relatif des muscles.

II. — ÉTUDE DES MUSCLES

On pourrait penser *a priori* que les muscles de tous les groupes de mammifères que nous réunissons ici, sont

connus avec une surabondance de détails, tant sont nombreuses les descriptions myologiques de ces animaux. En réalité, il en est, pour la plupart, autrement. Ce n'est guère que pour quelques muscles du cou, bien définis, comme les *splenius*, les *complexus* ou les muscles *suboccipitaux* que les données sont nombreuses. Pour presque tous les muscles du dos proprement dit, les renseignements des auteurs sont si vagues que nous n'avons pu en tenir compte : souvent le même terme est pris dans des sens différents par plusieurs anatomistes et l'examen du contexte ne permet pas toujours de se rendre compte quelle est l'acception qu'il faut admettre. D'autres fois, une description mentionne cinq ou six muscles et se tait sur les autres, sans que l'on sache si ce silence signifie que les muscles non mentionnés font réellement défaut ou que l'auteur n'a pas jugé utile de les décrire. D'autres fois, on trouve des expressions comme « le *longissimus* est fort » ou « il monte très haut », données qui, en l'absence de comparaison avec d'autres animaux pris comme points de repère, n'ont pas de signification pour le lecteur. Enfin, dans l'ensemble, la dissection des muscles dorso-spinaux a toujours été considérée comme un terrain ingrat, sans intérêt au point de vue comparatif, et les descriptions des auteurs se ressentent de cette idée.

Nous ne pouvons énumérer ici tous les anatomistes qui ont écrit sur les animaux que nous envisageons. MURIE et MIVART, MACALISTER, YOUNG, WINDLE et PARSONS et, pour les ongulés domestiques, CHAUVEAU, ARLOING et LESBRE, sont parmi ceux qui nous ont fourni le plus de renseignements. Mais la seule monographie où ces muscles soient étudiés avec détails, un compte exact étant tenu de leurs rapports avec le squelette est celle que STRAUSS-

DURCKHEIM a consacré au chat. Les travaux de LE HELLO sur la statique des quadrupèdes, de THEILE et VIRCHOW sur les rotatores, donnent aussi quelques faits intéressants. Parmi les ouvrages d'anatomie comparative, CUVIER et MECKEL contiennent plutôt des descriptions isolées qu'une vue d'ensemble et le long synopsis de LECHE n'est, lui aussi, qu'une collection des dispositions particulières de chaque famille, les muscles étant étudiés les uns après les autres, sans qu'un lien d'ensemble les rattache ; l'auteur reconnaît du reste la nécessité qu'il y a à chercher une classification méthodique pour tous ces muscles dont les valeurs réelles échappent. Ajoutons que, dans toutes ces descriptions, l'innervation n'est pas considérée et que les rapports des muscles avec les conditions extérieures de vie de l'animal sont complètement passés sous silence.

Pour notre part, nous prendrons, comme nous l'avions fait pour les ordres précédents, un type de description. Nous avons choisi le chien, parce que la possibilité d'étudier plusieurs individus nous permettait d'éliminer les variations individuelles, en même temps que son grand volume facilitait l'observation. De plus, il correspond bien, abstraction faite de la disposition des muscles sous-occipitaux, au type général du groupe que nous envisageons : l'absence de clavicule indique que le bipède antérieur est parfaitement adapté à la marche, à l'exclusion de toutes autres fonctions ; c'est donc un quadrupède dans toute l'acception du terme.

Contrairement à ce que nous avons fait jusqu'ici, et afin de ne pas noyer d'emblée, sous une surabondance de détails, la description de notre mammifère-type, ce n'est qu'après l'étude de tous les muscles du chien que nous aborderons celle des autres animaux. Nous nous sommes

efforcés de donner surtout une vue d'ensemble des dispositions diverses que peut présenter chaque muscle ; le plus possible, nous avons évité d'entrer dans les détails des insertions de tous les faisceaux. Ce n'est qu'au niveau du cou que nous avons spécifiées celles-ci, parce que permettant mieux que tout autre moyen de se rendre compte du volume relatif des muscles de la nuque. Malgré tous nos efforts, il est plus d'un endroit où nous n'avons pu réussir à présenter d'une façon nette les variations des muscles. C'est que les facteurs fonctionnels qui président à celles-ci nous ont souvent échappé et il est maintes questions que nous avons dû laisser sans réponse.

Nos dissections personnelles ont porté sur les espèces suivantes :

Marsupialia			<i>Famille des Macropodidæ.</i>	Macropus sp.
Edentata (Xenarthra).	—		<i>Bradypodidæ.</i>	Cholæpus didactylus L.
—	—	—	<i>Dasypodidæ.</i>	Dasypus villosus Desm.
Ungulata	—	—	<i>Equidæ.</i>	Equus asinus L.
Carnivora	—	—	<i>Felidæ.</i>	Felis domestica Briss.
—	—	—	<i>Canidæ.</i>	Canis familiaris L.
Rodentia	—	—	<i>Leporidæ.</i>	Lepus cuniculus L.
—	—	—	<i>Dipodoïdeæ.</i>	Dipus sp.
—	—	—	<i>Myoïdeæ.</i>	Mus decumanus Pall.
—	—	—	<i>Hystricoïdeæ.</i>	Cavia cobaya M.
Insectivora	—	—	<i>Talpidæ.</i>	Talpa europæa L.
—	—	—	<i>Erinaceidæ.</i>	Erinaceus europæus L.

A) Les muscles de l'épisome chez *Canis familiaris* L.

Les muscles de cet animal ont déjà été étudiés dans la monographie d'ELLENBERGER et BAUM (173). Mais la description qui va suivre est basée uniquement sur nos dissections qui nous ont conduit à adopter une systématisation très différente de celle des auteurs allemands.

RÉGION THORACO-LOMBAIRE.

Système de l'ilio-costalis . . .	M. ilio-costalis dorsi.	M. erector
— du longissimus . . .	M. longissimus dorsi.	spinæ.
— — —	Mm. mamillo-styloïdei.	
— — —	Mm. intertransversarii dorsi.	
— du transverso-spinalis.	M. spinalis dorsi.	
— — —	M. semi-spinalis dorsi.	
— — —	M. multifidus lumborum et dorsi.	
— — —	Mm. rotatores dorsi.	
— — —	Mm. intermamillares lumborum.	
— — —	Mm. interspinales lumborum et dorsi.	

RÉGION CERVICALE.

Système de l'ilio-costalis . . .	M. ilio-costalis cervicis.	
— du longissimus . . .	M. splenius.	
— — —	Mm. longissimus cervicis, atlantis et capitis.	
— — —	Mm. intertransversarii dorsales cervicis.	
— du transverso-spinalis.	M. transverso-spinalis capitis.	
— — —	M. spinalis cervicis.	
— — —	M. multifidus cervicis.	
— — —	Mm. interarticulares cervicis.	
— — —	Mm. interspinales cervicis.	
— — —	Mm. suboccipitales.	

Systeme du transverso-spinalis.	M. rectus capitis dorsalis major superficialis.
— — —	M. rectus capitis dorsalis major profundus.
— — —	M. rectus capitis dorsalis minor.
— — —	M. obliquus capitis caudalis.
— — —	M. — — cranialis.

RÉGION SACRO-CAUDALE.

Systeme du longissimus	M. longissimus caudæ.
— — —	M. abductor dorsalis caudæ.
— — —	Mm. intertransversarii caudæ.
— du transverso-spinalis.	M. multifidus caudæ.
— — —	Mm. intermamillares caudæ.
— — —	Mm. interspinales caudæ.

§ I. RÉGION THORACO-LOMBAIRE. — a) *Systèmes de l'ilio-costalis et du longissimus*. — *M. erector spinæ* (opisthothenar ; erector trunci).

Naît de l'ilion et des apophyses épineuses sacro-lombaires ; va aux apophyses transverses et styloïdes lombaires, puis se continue dans les longs muscles du dos.

Ce muscle correspond à ce que les anthropotomistes appellent « masse commune ». C'est la portion lombaire des muscles ilio-costalis et longissimus, unis de telle sorte qu'il est impossible de délimiter exactement ce qui appartient à l'un et à l'autre.

L'origine du muscle est triple : 1° une grosse masse charnue se détache du bord antérieur de l'ilion et de la partie voisine de la face inférieure de l'os ; 2° un large et long tendon aponévrotique, le « tendon commun », naît de toutes les apophyses épineuses du sacrum et des vertèbres postdiaphragmatiques ; oblique en avant et un peu en dehors, il couvre tout le transverso-spinalis lumborum

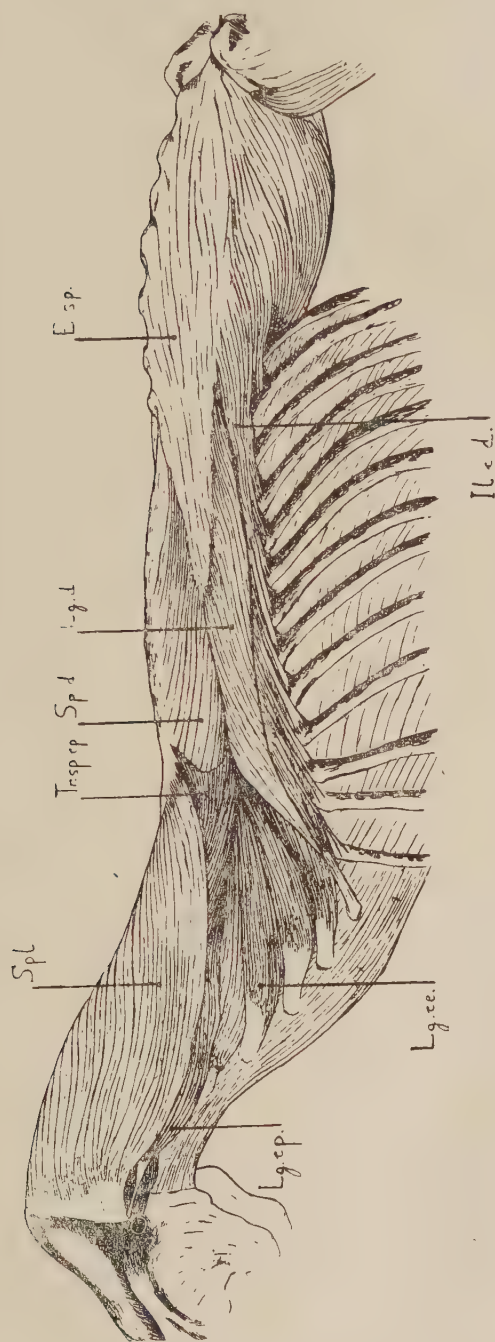


Fig. 26. — Vue latérale de l'épisme de *Canis familiaris*, $\times \frac{1}{4}$ (couche superficielle).

Spl., m. splenius capitis; — *Tr. sp. cp.*, m. transverso-spinalis capitis; — *Sp. d.*, m. spinalis dorsi; — *Lg. d.*, m. longissimus dorsi; — *E. sp.*, m. erector spinæ (la flèche porte sur le tendon commun); — *Il. c. d.*, m. ilio-costalis dorsi; — *Lg. ce.*, m. longissimus cervicis (la flèche porte sur le tendon allant à la 4^e apophyse transverse); — *Lg. cp.*, m. longissimus capitis.

et la moitié interne de l'erector spinæ. Sa face profonde reçoit encore des fibres tendineuses des apophyses mammaires des premières lombaires; 3° du bord antérieur de l'ilion naît un gros tendon intramusculaire dirigé en avant et aplati de dedans en dehors. Par son bord superficiel, ce tendon se raccorde avec le bord externe du tendon commun.

Nées de ces diverses origines, les fibres charnues peuvent être réparties en deux groupes : l'un externe, plus épais, situé en dehors du tendon intramusculaire, l'autre interne, moins fort, situé en dedans de ce tendon et sous le tendon commun. Elles se comportent comme il suit : 1° Groupe externe : les fibres qui viennent de l'ilion, renforcées par d'autres qui viennent du bord externe du tendon commun et de la face externe du tendon intramusculaire, vont s'insérer sur le sommet des apophyses transverses des lombes et sur le bord caudal de la treizième côte. 2° Groupe interne : les fibres qui naissent de la face interne du tendon intramusculaire et de la face profonde du tendon commun vont s'attacher, par des faisceaux charnus, sur la face dorsale des apophyses transverses des lombes et sur le bord caudal de la treizième côte, et, par quatre tendons, sur les apophyses styloïdes L⁴⁻¹.

Approximativement, on peut rattacher le groupe externe à l'ilio-costalis, le groupe interne au longissimus. Cela d'autant plus qu'entre les deux existe, dans la partie antérieure, un plan de clivage où passent des vaisseaux et des nerfs. L'innervation semble confirmer cette manière de voir. Mais des phénomènes de torsion font que, dans presque toutes les lombes, les faisceaux externes contournent les internes pour leur devenir profonds et atteindre les apophyses transverses et la der-

nière côte, de sorte que toute séparation est plus ou moins artificielle.

Innervation. — Les branches externes des nerfs dorso-lombaires s'engagent dans le plan de clivage que nous venons de mentionner et le suivent jusqu'à la peau. Elles envoient en dehors des rameaux pour le groupe externe et d'autres en dedans pour le groupe interne.

Action. — Le nom d'*erector spinæ* indique bien la fonction essentielle de ce puissant ensemble. Sa contraction tend à redresser la courbure lombaire, à s'opposer par conséquent à toute cause qui voudrait exagérer celle-ci. Dans la marche, ce muscle agit en outre pour incurver les lombes du côté de la patte postérieure qui avance. Dans la course, la contraction simultanée des deux *erectores* agit, pendant chaque bond, pour détendre la colonne vertébrale préalablement fléchie.

M. ilio-costalis dorsi (*sacro-lumbalis*, *longissimus costarum*).

Suite de la partie externe du précédent, monte sur toutes les côtes, en recevant des faisceaux de renforcement et leur abandonnant ses faisceaux de terminaison.

Ce muscle est couché sur la face dorsale de toutes les côtes, au niveau de leur angle postérieur. Une première portion naît du bord externe du tendon commun de l'*erector spinæ* (donc, par son intermédiaire, des apophyses épineuses lombaires) et est renforcée par six faisceaux qui viennent du bord cranial des six dernières côtes et l'abordent par son côté interne. Elle se termine par dix faisceaux qui se détachent de son bord externe et se terminent sur le bord caudal des dix dernières côtes, en dehors de leur angle. Continuant la portion précédente,

une seconde portion naît du bord cranial des côtes 7 à 4 et se termine sur le bord caudal des côtes 3 à 1, ainsi que sur l'apophyse transverse de C⁷. C'est entre les côtes 6 et 3 que le muscle présente le maximum d'épaisseur.

La première portion correspond à l'ilio-costalis lumborum des anthropotomistes ; la seconde à leur ilio-costalis dorsi (muscle costalis de LUSCHKA). Il faut noter que la première ne vient pas de l'os iliaque, comme le disent ELLENBERGER et BAUM ; elle naît en réalité des apophyses épineuses des lombes par l'intermédiaire du tendon commun. Ce fait avait bien été vu par STRAUSS-DURCKHEIM qui appelle muscles costo-épineux les faisceaux qui naissent du tendon commun, muscles épicaux les autres.

Innervation. — La branche externe des nerfs dorso-thoraciques chemine sous le longissimus qu'elle innerve, puis elle arrive entre ce muscle et l'ilio-costalis auquel elle envoie des rameaux externes avant de se terminer dans la peau.

Action. — Ce muscle agit dans la flexion latérale du corps et dans la sustentation du thorax (voir p. 351) ; de plus, il est moteur des côtes, les attirant en avant ou en arrière, suivant le sens de sa contraction ; il fonctionne donc, le cas échéant, comme un muscle respiratoire.

M. longissimus dorsi (appelé, à tort, spinalis longus par quelques-uns).

Suite de la majeure partie de l'erector spinæ, se termine, par des faisceaux externes, sur les côtes et, par des faisceaux internes, sur les apophyses transverses du dos.

Ce muscle débute au niveau de la douzième côte où ses fibres font suite aux faisceaux du groupe interne de

l'*erector spinæ*. Il se dirige en avant, au-dessus des articulations costo-transversaires, et finit en pointe sur C⁷. Sur sa face superficielle s'étend la terminaison du tendon commun de l'*erector spinæ* qui se prolonge jusqu'au niveau de la onzième côte. Les faisceaux du *longissimus dorsi* sont formés : 1° par des fibres qui se détachent de toute la portion terminale du tendon commun ; 2° par des fibres qui se détachent de quatre forts tendons qui partent des apophyses mamillaires L²⁻¹ et D¹³⁻¹² et se jettent dans le tendon commun.

Le muscle se termine par deux séries de faisceaux. La série externe est formée par douze lames tendineuses, provenant de la face profonde du muscle, qui s'insèrent sur la partie interne des douze premières côtes ; un treizième faisceau, terminal, va à l'apophyse transverse de C⁷. La série interne est représentée par huit tendons qui se terminent sur les apophyses styloïdes, ou sur les saillies des apophyses transverses qui en tiennent lieu, des huit dernières vertèbres dorsales (D¹⁸⁻⁶).

Mm. mamillo-styloïdei : Ce sont de petits faisceaux qui existent tout le long de la portion postdiaphragmatique de la colonne. Chacun naît d'une apophyse mamillaire et va, obliquement en bas et en avant, par deux chefs, aux deux apophyses styloïdes qui le précèdent. Le premier d'entre eux naît de l'apophyse mamillaire de la première sacrée. Le dernier faisceau, bien visible, est celui qui va de D¹² à D¹¹⁻¹⁰. Au niveau des lombes, ils sont séparés de l'*erector spinæ* par le *longissimus caudæ*. Au niveau du dos ce dernier muscle a disparu et les *mamillo-styloïdei* arrivent au contact direct des fibres du *longissimus dorsi* avec lequel ils se mélangent plus ou moins.

Ces muscles, qui appartiennent nettement au *longis-*

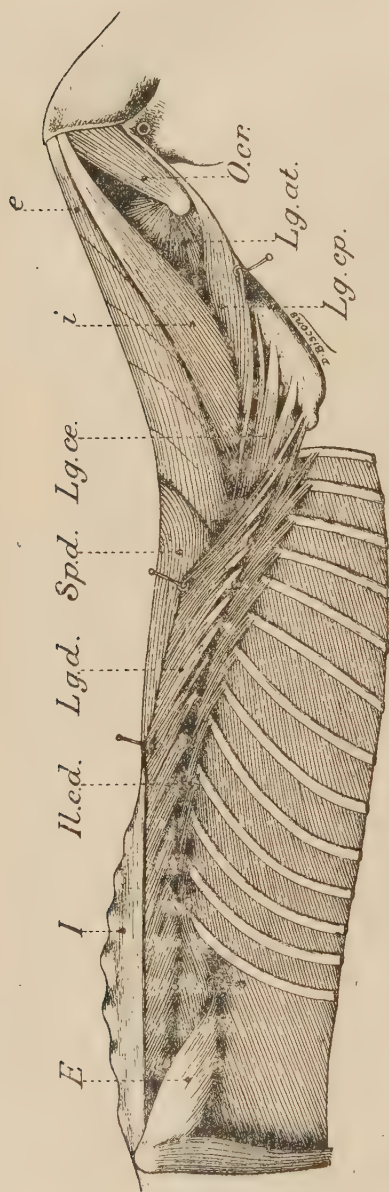


Fig. 27. — Vue latérale de l'épistome de *Canis familiaris*, $\times \frac{1}{4}$ (couche moyenne, splenius enlevé).
E, faisceau externe de l'erektor spinæ, séparé de l'interne et érigné en dehors pour montrer son insertion sur le sommet des apophyses transverses lombaires et sa continuité avec *Il. c. d.*, l'ilio-costalis dorsi; — *I*, faisceau interne de l'erektor spinæ se continuant par *Lg. d.*, le longissimus dorsi, soulevé et érigné pour montrer ses faisceaux costaux, et *Sp. d.*, le spinalis dorsi; — *Lg. c.*, le longissimus cervicis; — *i*, faisceau interne (digastrique de la nuque) et *e*, faisceau externe (complexus proprement dit) du *m. transverso-spinalis capitis*; — *Lg. cp.*, longissimus capitis, érigné en bas pour montrer le longissimus atlantis, *Lg. at.*; — *O. cr.*, *m. obliques craniaux*.

simus avec lequel ils sont confondus chez certains animaux, correspondent aux plagio-antobliques lombaires de STRAUSS-DURCKHEIM.

Mm. intertransversarii dorsi : On voit un petit faisceau entre *D*¹ et *D*². Il est très difficile à isoler du longissimus qui le recouvre. En arrière, s'il en existe, la séparation n'est plus possible.

Innervation. — Tout cet ensemble est innervé par la branche externe des nerfs dorso-thoraciques.

Action. — Le longissimus est extenseur du dos; il prolonge au thorax l'action de l'erektor spinæ.

b) *Système du transverso-spinalis*. — Parfois difficile à séparer des faisceaux voisins du longissimus, tout ce

système est bien caractérisé par son innervation aux dépens des branches internes des nerfs dorso-thoraciques et dorso-lombaires.

Mm. spinalis et semi-spinalis dorsi.

Des apophyses épineuses et mamillaires des vertèbres postdiaphragmatiques aux apophyses épineuses des vertèbres dorsales prédiaphragmatiques et de quelques cervicales.

Du bord interne du tendon commun de l'*erector spinæ* se détachent, au niveau des trois dernières dorsales, des fibres charnues, entremêlées de fibres tendineuses, qui vont s'insérer sur le sommet des apophyses épineuses D¹⁰⁻¹ et C⁷⁻⁶. La portion du tendon commun qui donne naissance à ces fibres provient en partie des apophyses épineuses des deux dernières dorsales et des premières lombaires, mais elle est aussi renforcée par quatre forts tendons qui naissent des apophyses mamillaires L²⁻¹ et D¹³⁻¹². Par suite, on peut admettre qu'il y a là des fibres interépineuses et des fibres mamillo-épineuses, les premières formant le muscle *spinalis*, les secondes le *semi-spinalis*. Séparables chez certains mammifères, ces deux muscles sont intimement confondus chez le chien.

Les descriptions qui précèdent montrent que le tendon commun de l'*erector spinæ* donne naissance à l'*ilio-costalis*, au *longissimus*, au *semi-spinalis* et au *spinalis*; il mérite donc bien son nom.

Action. — L'un comme l'autre de ces muscles a essentiellement pour effet de redresser la colonne dorsale. Il est à remarquer qu'ils sont à cheval sur la vertèbre diaphragmatique, leur origine étant caudale à celle-ci, leur terminaison craniale. Il faut encore noter que, bien qu'appartenant, anatomiquement, au système du trans-

verso-spinalis, ils semblent rattachés, physiologiquement, à l'erector spinæ, donc surtout au longissimus (v. p. . .).

M. multifidus lumborum et dorsi.

Séries de faisceaux obliques en avant, en haut et en dedans, allant des apophyses mamillaires (aux lombes) ou transverses (au dos) aux apophyses épineuses.

Ce muscle est logé, aux lombes, dans la gouttière que circonscrivent les apophyses épineuses et les apophyses mamillaires ; il est recouvert par le tendon commun, mais ne lui adhère que très peu. Au dos, il repose sur la face latérale des apophyses épineuses et sur la base des transverses ; un mince fascia le sépare du semi-spinalis sus-jacent ; il y a même, par endroits, une couche de graisse entre les deux.

Le multifidus est composé d'une série de faisceaux obliques en avant, en haut et en dedans. Dans la région postdiaphragmatique, ils naissent des apophyses mamillaires ; dans la région prédiaphragmatique, ils naissent de la base des apophyses transverses. Tous se terminent sur les apophyses épineuses et d'autant plus haut sur celles-ci qu'ils sont plus superficiels et plus longs. Dans la région antérieure à la vertèbre diaphragmatique, le muscle est formé de deux plans assez nettement séparés. Le plan superficiel est fait de faisceaux dont chacun, aussitôt après sa naissance d'une apophyse transverse, se bifurque en deux fascicules : l'un de ceux-ci saute trois vertèbres, l'autre deux. Le plan profond est formé de faisceaux qui se bifurquent également en un fascicule qui saute deux vertèbres et l'autre une. Ainsi, chaque apophyse transverse donne naissance à quatre fascicules

et chaque apophyse épineuse en reçoit quatre. En arrière de la vertèbre diaphragmatique, cette superposition en plans n'existe plus. Chaque faisceau naissant d'une apophyse mamillaire se divise en trois, quatre ou cinq faisceaux secondaires qui s'attachent sur autant d'apophyses épineuses en s'unissant aux faisceaux voisins. L'ensemble va croissant d'épaisseur d'avant en arrière et le maximum de force est au niveau de L^6 et de L^7 , car, de chacune de ces vertèbres, naissent six faisceaux destinés aux six vertèbres qui la précèdent.

Mm. rotatores dorsi.

D'une apophyse transverse du dos à l'apophyse épineuse immédiatement antérieure.

Avec THEILE et VIR-

VALLOIS. — Musculature de l'Épisome.

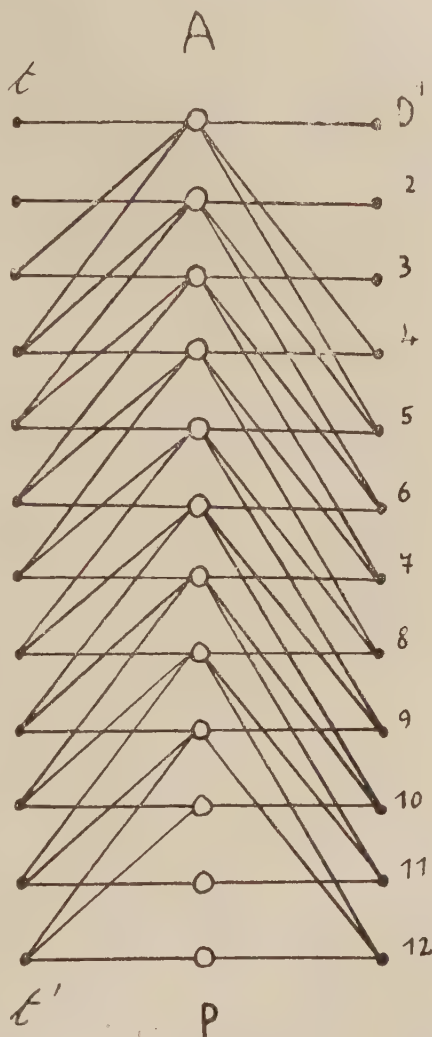


Fig. 28. — Schéma du multifidus dorsi chez les mammifères : à droite, couche superficielle dont les faisceaux sautent 3 et 2 vertèbres ; à gauche, couche profonde dont les faisceaux sautent 2 et 1 (ces derniers sont les rotatores longi des auteurs) vertèbres.

AP , ligne des apophyses épineuses ; — t, t' , ligne des apophyses transverses ; — D^{1-12} , vertèbres dorsales, la diaphragmatique étant D^{10} .

chow, nous comprenons sous ce nom les faisceaux profonds, unimétamériques, presque transversaux, sous-jacents au multifidus prédiaphragmatique. HUGHES leur a rattaché les faisceaux unimétamériques du cou et des lombes; on a, de plus, voulu les joindre aux faisceaux bimétamériques sus-jacents pour former un « submultifidus », qu'on a opposé au multifidus. Ces conceptions, surtout théoriques, ne nous semblent pas s'accorder avec les données de nos dissections comparatives.

Les muscles rotateurs n'existent que dans la partie du dos antérieure à la vertèbre diaphragmatique, c'est-à-dire dans celle où se passent les mouvements de rotation. Chacun d'eux naît d'une apophyse transverse et s'insère sur la base de l'apophyse épineuse immédiatement antérieure, où il détermine une légère encoche. Vu l'obliquité des apophyses épineuses, la direction de ces muscles est presque transversale. Le premier va de D^2 à D^1 , le dernier de D^{10} à D^9 .

Action du multifidus et des rotateurs. — On dit généralement que ces muscles sont des rotateurs de la colonne vertébrale. Mais il faut remarquer que leur épaisseur n'est jamais bien grande en comparaison de tout ce qu'ils doivent mouvoir et, d'autre part, que la rotation est absente dans la colonne lombaire où cependant le multifidus existe. Il est probable que ces muscles sont, avant tout, des soutiens de la colonne et des régulateurs des effets que les divers mouvements exécutés par d'autres muscles, plus puissants, peuvent avoir sur les vertèbres. Certes des muscles comme les rotateurs agissent comme tels, mais, si isolés, leur force est bien trop faible pour entraîner le moindre déplacement.

Mm. intermamillares lumborum.

Entre deux apophyses mamillaires successives.

Gros, arrondis et nets, ces muscles réunissent deux apophyses mamillaires successives. Ils sont contigus en dedans au multifidus, en dehors aux mamillo-styloïdei. Propres à la région postdiaphragmatique, ils s'étendent de D¹¹ au sacrum.

Mm. interspinales lumborum et dorsi.

Entre deux apophyses épineuses successives.

Au dos, on en trouve un, assez développé, entre D¹ et D²; celui du deuxième espace est déjà plus réduit; celui du troisième n'est plus représenté que par quelques fibres éparses dans le ligament interépineux. Ces muscles réapparaissent, d'emblée très volumineux, dès la vertèbre diaphragmatique. Le premier va de D¹¹ à D¹², le dernier de L⁷ à S¹.

§ 2. RÉGION CERVICALE. — Le système de l'ilio-costalis n'est pas représenté dans le cou du chien, l'ilio-costalis cervicis faisant défaut chez cet animal.

a) *Système du longissimus.* — *M. splenius* (spino-transversarius).

Du septum nuchal et des premières apophyses épineuses dorsales à la ligne courbe occipitale et à la mastoïde.

Ce muscle s'attache tout le long de la ligne médiane, depuis D³ jusqu'au crâne. Les fibres postérieures naissent des apophyses épineuses D³⁻¹, les antérieures de tout le bord libre du septum nuchal. Toutes sont obliques en avant et en dehors et vont s'insérer, par un tendon, sur

la ligne courbe occipitale depuis la ligne médiane jusqu'à l'apophyse mastoïde; en ce dernier point, le tendon adhère à celui du longissimus capitis.

Innervation. — Les branches externes des nerfs dorso-cervicaux 2 à 6 contournent le bord externe du transverso-spinalis capitis et vont au splenius.

Action. — Long et épais, couvrant toute la nuque, le muscle contribue à fixer la tête; il en est, de plus, fléchisseur latéral et rotateur.

Mm. longissimus cervicis, atlantis et capitis.

Des apophyses transverses D^{6-1} et C^{7-6} aux apophyses transverses C^{6-1} et à la mastoïde.

Ces muscles sont représentés par quatre faisceaux, transversalement aplatis, appliqués les uns sur les autres. Le faisceau postérieur naît des apophyses transverses D^{6-1} et se termine, par deux tendons, sur le sommet des apophyses transverses C^{6-5} . Il est situé immédiatement en dedans des faisceaux costaux du longissimus dorsi. En dedans de lui, se trouve le deuxième faisceau qui naît des apophyses transverses D^{4-1} et des apophyses articulaires C^{7-3} . Il se termine sur le sommet des apophyses transverses C^{4-3} . En dedans encore de celui-ci, le troisième faisceau naît des apophyses transverses D^{3-1} et des articulaires C^{7-6} et va, par un long tendon soudé à celui du splenius, à l'apophyse mastoïde. Le quatrième faisceau semble former la partie antérieure du précédent; très petit, il se porte des apophyses transverses C^{5-4} à celles de C^{2-1} .

Les deux premiers forment le longissimus cervicis (transversaire du cou), le troisième est le longissimus capitis (trachelo-mastoïdeus), le dernier est le longissi-

mus atlantis (complexus tertius). Toutes ces subdivisions sont plus ou moins arbitraires, les muscles étant susceptibles, suivant les individus, soit de s'isoler, soit de se fusionner partiellement.

Innervation. — Branches externes des nerfs dorso-cervicaux et dorso-thoraciques. Les rameaux allant à la partie thoracique de ces muscles sont communs avec ceux du longissimus dorsi.

Action. — L'ensemble de ces faisceaux forme, de chaque côté du cou, une puissante sangle musculaire qui contribue à soutenir la tête ou à la relever quand elle s'est penchée.

Mm. intertransversarii dorsales cervicis.

Entre les tubercules dorsaux de deux apophyses transverses successives.

Les attaches de ces muscles se font sur toute la gouttière comprise entre le sommet du tubercule dorsal des apophyses transverses et les apophyses articulaires. Ventralement, ils se continuent avec les intertransversales ventrales, dorsalement, avec les interarticulaires. Le premier va de C² à C³, le dernier de C⁷ à D¹.

Les nerfs de ces muscles sont ceux des longissimus cervicis et capitis; leur action doit être un rôle de ligament actif.

b) *Système du transverso-spinalis.* — *M. transverso-spinalis capitis.*

Des apophyses transverses des quatre premières dorsales et des apophyses articulaires des cinq dernières cervicales à la face postérieure du crâne.

Sur toute sa longueur, ce muscle est divisé en deux faisceaux. Le faisceau interne (biventer cervicis) naît de

la base des apophyses transverses D^{5-3} . Il paraît aussi recevoir quatre tendons qui se détacheraient des apophyses épineuses D^{6-2} , mais la dissection montre qu'il ne s'agit là que de quatre épaississements fibreux, différenciés dans le fascia qui recouvre le spinalis dorsi. Ce n'est que chez les vieux chiens qu'ils ressemblent à de vrais tendons; chez les nouveaux-nés, leur valeur réelle est facile à mettre en évidence. Nous ne suivrons donc pas ELLENBERGER et BAUM qui donnent au biventer une origine épineuse. Cheminant directement en avant, le long du septum nuchal, le muscle va s'insérer, par un étroit tendon, sur la ligne occipitale au-dessous des faisceaux internes du splenius. Le corps charnu est traversé, dans toute son épaisseur, par quatre intersections fibreuses obliques en bas et en dehors.

Le faisceau externe (complexus proprement dit) naît, par un plan charnu continu, des apophyses transverses D^{2-1} et des apophyses articulaires C^{7-3} . Toutes ses fibres convergent sur un étroit tendon qui s'insère sur la crête occipitale, juste en dehors du précédent. Ce faisceau est dépourvu d'intersection.

Innervation. — Le muscle reçoit les branches médianes des nerfs dorsaux de C^3 à D^5 ; elles lui parviennent à travers le multifidus.

Action. — Normalement, il contribue à maintenir la courbure cervicale dont son faisceau interne forme la corde. C'est aussi un puissant extenseur de la tête et il doit agir quand l'animal tire sur une proie pour l'arracher ou la dépecer.

M. spinalis cervicis.

Des dernières apophyses épineuses cervicales à l'axis.

Ce muscle longe la face latérale du ligament de la nuque ; il est situé immédiatement au-dessous du biverter et recouvre lui-même le multifidus cervicis. Il naît du sommet des apophyses épineuses D¹ et C⁷⁻⁶ et reçoit, en outre, un faisceau du spinalis dorsi. Il se dirige en avant et se termine, par un gros faisceau, sur la crête de l'axis. Chemin faisant, il adhère aux apophyses épineuses C³⁻⁴ auxquelles il envoie et dont il reçoit des fibres.

L'innervation et l'action de ce muscle sont identiques à celles du transverso-spinalis cervicis. Il faut remarquer que, analogue en cela au spinalis dorsi, il est à cheval sur le centre du mouvement du cou.

M. multifidus cervicis.

Muscle qui continue, jusqu'à l'axis, le multifidus dorsi.

C'est la suite, très épaisse, du multifidus dorsi. Il est fait d'une série de faisceaux charnus qui se portent des apophyses articulaires postérieures D¹ et C⁷⁻³ aux apophyses épineuses rudimentaires C⁷⁻³ et à la crête de l'axis. Par sa face profonde, ce muscle s'isole mal des faisceaux courts sous-jacents ; par sa face dorsale, il s'isole mal également du spinalis cervicis.

L'innervation est identique à celle du transverso-spinalis capitis. L'action est de maintenir la courbure cervicale.

Mm. interarticulares cervicis.

Entre les apophyses articulaires postérieures de deux vertèbres successives.

Le premier d'entre eux va de C² à C³, le dernier de C⁷ à D¹. Ils sont tendus entre les apophyses articulaires

postérieures et leurs bords sont contigus aux intertransversales en dehors, aux interspinales en dedans.

Mm. interspinales cervicis.

Entre les apophyses épineuses (ou les lames) de deux vertèbres successives.

Ils existent aussi depuis l'axis jusqu'à D¹. Vu la réduction des apophyses épineuses, ils sont aplatis de haut en bas et s'attachent plutôt sur les lames que sur les épines. Seul, celui qui va à D¹ est vraiment interépineux et est très fort. Ces muscles, comme les précédents, sont innervés par les rameaux internes des nerfs dorsaux. Ils ont surtout un rôle de ligament actif.

Mm. suboccipitales.

Faisceaux charnus unissant l'apophyse épineuse de l'axis au crâne et à l'apophyse transverse de l'atlas, et les apophyses épineuse et transverse de l'atlas au crâne.

Chez le chien, comme chez tous les carnivores, ces muscles sont au nombre de cinq.

Rectus capitis dorsalis major superficialis. — Mince et plat, il naît de la saillie que présente la partie postérieure de la crête de l'axis, saillie dont le versant caudal donne insertion au ligament cervical. Il se dirige en avant en longeant la ligne médiane et s'insère sur la face postérieure de l'occipital, sous le biverter.

Rectus capitis dorsalis major profundus (rectus medius d'ELLENBERGER et BAUM). Il naît de la partie toute antérieure de la crête de l'axis. Oblique en avant et en dehors, il se termine sur l'occipital, au-dessous et en dehors du précédent.

Rectus capitis dorsalis minor. — Petit muscle triangu-

laire, il va de la face dorsale de l'arc de l'atlas à l'occipital où il s'insère sous les deux précédents.

Obliquus capitis caudalis (obliquus inferior seu major). C'est un muscle extrêmement fort qui s'attache sur toute la face latérale de la grande apophyse épineuse de l'axis ;

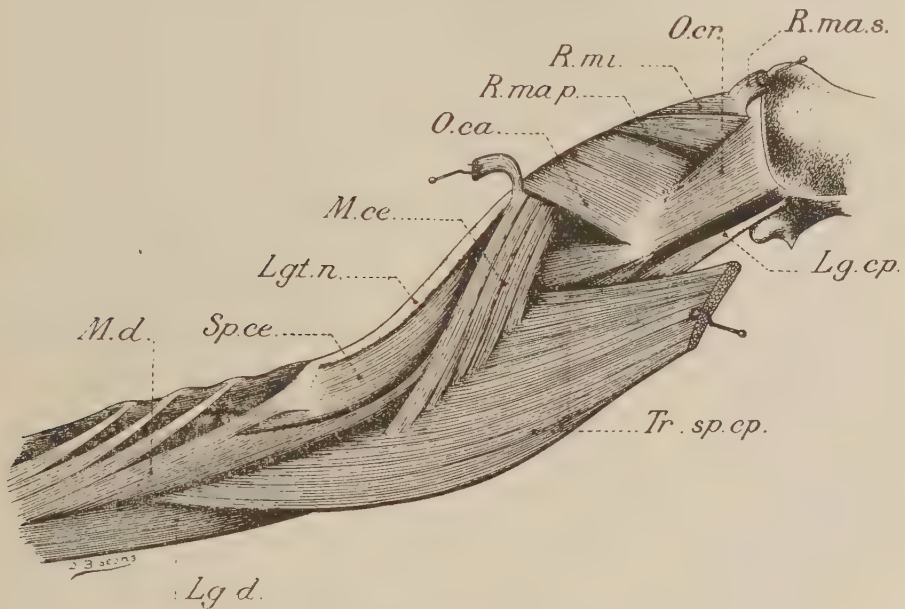


Fig. 29. — Vue latérale de la nuque de *Canis familiaris*, $\times \frac{1}{3}$;
couche profonde.

M. d., faisceaux antérieurs du m. multifidus dorsi ; le faisceau qui va à D' envoie une expansion au spinalis cervicis et, au-dessous de lui, un dernier faisceau va renforcer le multifidus cervicis, *M. ce.* ; — *Sp. ce.*, m. spinalis cervicis ; — *Lgt. n.*, ligamentum nuchæ ; — *O. ca.*, m. obliquus caudalis ; — *R. ma. p.*, m. rectus capitis caudalis profundus ; — *R. mi.*, m. rectus capitis cranialis ; — *O. cr.*, m. obliquus cranialis ; — *R. ma. s.*, m. rectus capitis caudalis superficialis, enlevé sauf à ses deux extrémités ; — *Lg. cp.*, m. longissimus capitis ; — *Tr. sp. cp.*, m. transverso-spinalis capitis, coupé et érigné en bas ; — *Lg. d.*, m. longissimus dorsi.

cette origine remonte jusque sur le bord dorsal de l'apophyse où les muscles des deux côtés arrivent au contact. Oblique en avant et en dehors, le muscle se termine sur la large face dorsale de l'apophyse transverse de l'atlas.

Obliquus capitis cranialis (obliquus superior seu minor). Oblique en avant et en dedans, il naît du bord antérieur de l'apophyse transverse de l'atlas et s'insère sur l'occipital, au-dessus du rectus major profundus.

Innervation. — La branche postérieure du premier nerf dorsal traverse l'espace compris entre les muscles droits et l'oblique supérieur. Elle envoie cinq rameaux qui innervent ces divers muscles.

Action. — L'ensemble est extenseur de la tête; en outre, l'obliquus caudalis et, un peu, le rectus major profundus, agissent comme rotateurs de la tête et de l'atlas sur l'axis.

§ 3. RÉGION SACRO-CAUDALE. — Dans toute la gouttière sacro-iliaque et sur la face dorsale des quatre ou cinq premières vertèbres caudales, les muscles de cette région forment de gros faisceaux charnus. A partir de la sixième caudale, l'élément musculaire devient très restreint et l'élément tendineux existe à peu près seul. Une dense aponévrose enveloppe le tout.

a) *Système du longissimus.* — *M. longissimus caudæ* (extensor externus caudæ).

Des apophyses styloïdes lombaires et des apophyses transverses du sacrum et des premières caudales aux apophyses mamillaires de toutes les caudales postérieures à la sixième.

Ce muscle débute dans la région lombaire où ses fibres s'insinuent entre les mamillo-stylôidei en dedans, et les faisceaux internes de l'erector spinæ en dehors; il représente la suite de ceux-ci mais en reste indépendant, sauf dans quelques cas où existe un petit faisceau anastomotique.

Il naît des apophyses styloïdes de la quatrième à la septième lombaire, et, un peu, des apophyses mamillaires correspondantes. Plus loin, il s'engage sur le sacrum, entre les tubercules mamillaires de cet os et l'ilion, plus loin encore entre les apophyses transverses et les mamillaires des quatre premières caudales; dans tout son parcours, il reçoit des fibres des apophyses transverses sur lesquelles il passe. Très épaisse dans les régions lombaires et sacrées, la partie charnue du muscle diminue vite après le sacrum, et disparaît vers la moitié de la queue. Cela tient à ce que, tout

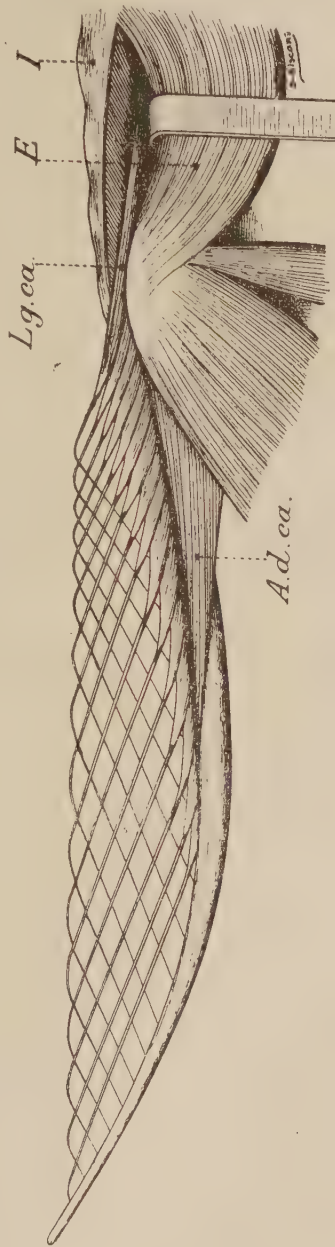


Fig. 30. — Vue latérale de la queue de *Canis familiaris*, $\times \frac{3}{8}$.

I, faisceau interne et *E*, faisceau externe de l'erektor spinæ, séparés afin de montrer l'origine du longissimus caudæ; — *Lg. ca.*, m. longissimus caudæ se terminant, sur ce sujet, par 16 faisceaux charnus dont les tendons, disséqués et soulevés, vont aux 16 dernières vertèbres caudales; la queue ayant été légèrement tordue à gauche afin de bien montrer les faisceaux du longissimus, les apophyses mamillaires ne sont pas visibles, non plus que le multifidus caudæ; *A. d. ca.*, m. abductor dorsalis caudæ, remarquablement développé sur ce sujet; par suite de la rotation de la queue, il est vu surtout de face.

jet, elle donne naissance à des tendons. Les deux pre-

miers apparaissent au niveau du sacrum et proviennent des faisceaux nés de L^{4-6} ; ils se terminent sur les apophyses mamillaires Ca^{7-8} . Les suivants font suite aux autres faisceaux du muscle et se terminent sur les apophyses mamillaires de la neuvième à la dernière vertèbre; leur longueur, toujours considérable, est en rapport avec le rang de la vertèbre à laquelle ils se rendent.

Innervation. — Aux lombes et au sacrum, le muscle est innervé par les branches externes des nerfs dorsaux, depuis la sixième lombaire; ces branches innervent donc un segment du muscle situé cranialement à leur point d'émergence. A la queue, les nerfs dorsaux se partagent en trois branches: externe, moyenne et interne; c'est la moyenne qui se rend au longissimus caudæ.

Action. — Ce muscle est fléchisseur latéral ou extenseur de la queue suivant que sa contraction est uni ou bilatérale. Il faut remarquer qu'il n'agit pas sur la base de l'organe.

M. abductor dorsalis et Mm. intertransversarii caudæ.

De l'ilion aux apophyses transverses des vertèbres caudales antérieures et entre ces apophyses.

L'abductor dorsalis, assez épais à son origine, naît du bord caudal de l'ilion et de la dernière apophyse transverse sacrée. Il se termine, par de très courts tendons, sur les apophyses transverses des vertèbres caudales² 2 à 5 (ou 6, ou 7) et envoie des expansions au fascia caudal. En dedans de lui, cinq petits faisceaux s'interposent entre les apophyses transverses, depuis la première jusqu'à la sixième. Ils sont très difficiles à séparer du précédent. En arrière de Ca^6 , il n'y a plus d'intertransversaires isolables.

Tous ces muscles sont des fléchisseurs latéraux de la queue et sont innervés par les branches externes des nerfs dorso-caudaux.

b) *Système du transverso-spinalis*. — *M. multifidus caudæ* (extensor medialis caudæ).

Muscle qui continue, dans toute la queue, le multifidus lumborum.

Il continue, au sacrum et à la queue, le multifide des lombes et, comme lui, se loge dans la gouttière entre les apophyses mamillaires et les épineuses. Les faisceaux qui naissent des apophyses mamillaires des trois premières caudales sont forts et épais ; ils vont s'insérer, s'intriquant considérablement, aux apophyses épineuses du sacrum et de L⁷. En arrière d'eux, la disposition devient très simple : de chaque apophyse mamillaire partent deux faisceaux, charnus à leur partie moyenne, tendineux à leurs extrémités ; l'un d'eux va à l'apophyse épineuse de la première vertèbre qui précède ; le second à celle de la deuxième vertèbre. Vers le dernier tiers de la queue, les faisceaux courts existent seuls ; ils sont alors unis aux intermamillaires et très mélangés de tissu fibreux. Sur les deux dernières vertèbres, ils sont à peine reconnaissables.

Ces muscles sont extenseurs et fléchisseurs latéraux de la queue, mais de faible force ; ils sont innervés, comme les suivants, par les branches internes des nerfs dorso-caudaux.

Mm. intermamillares caudæ.

Entre les apophyses mamillaires de deux vertèbres successives.

Ils existent tout le long de la queue, nets dans la par-

tie antérieure, soudés au multifidus dans la partie postérieure. Le premier naît du sacrum.

Mm. interspinales caudæ.

Entre les apophyses épineuses de deux vertèbres successives.

On peut, difficilement, en isoler trois, depuis la dernière sacrée jusqu'à la troisième caudale. Il apparaît que ce ne sont que des parties détachées du multifidus caudæ.

B) Les principales variations des muscles de l'épisme chez les mammifères quadrupèdes.

§ I. RÉGION THORACO-LOMBAIRE. — *M. erector spinæ*. — Il représente essentiellement la partie lombaire du longissimus, quoiqu'il contienne aussi très probablement, comme nous l'avons dit plus haut, celle de l'ilio-costalis. C'est une masse toujours puissante, sa longueur varie en raison de celle des lombes. En conséquence, c'est chez les sauteurs, où les lombes sont le plus allongées, que l'erector a le maximum de dimensions, non seulement en longueur, mais encore en épaisseur ; cette augmentation coïncide avec une obliquité en bas des apophyses transverses qui rend plus profonde la gouttière où repose le muscle : l'examen du rachis du kangourou ou de la gerboise est typique à cet égard.

L'erector spinæ a toujours une origine iliaque. L'origine sacrée est plus rare car la place qu'aurait celle-ci est occupée par le longissimus caudæ. Ce n'est que dans les cas où, vu l'atrophie de la queue, ce dernier muscle fait défaut, que l'erector atteint le sacrum. Enfin il existe presque toujours une longue et solide origine sur

les apophyses épineuses des vertèbres postdiaphragmatiques et du sacrum par l'intermédiaire du tendon commun. Ce tendon paraît d'autant plus fort que les mouvements de flexion de la colonne sont plus vifs et plus puissants, ce qui est le cas des sauteurs. Chez Erinaceus, il est très restreint. Chez Talpa il fait défaut, ainsi que chez Dasypus et Choloëpus. L'insertion du muscle se fait, chez tous les quadrupèdes, sur les apophyses transverses des lombes et sur les styloïdes et il est bien visible que ces dernières saillies, auxquelles on avait voulu donner une haute signification ancestrale, ne sont que les tubercules d'insertion de l'erector, comme, plus loin, du longissimus.

M. ilio-costalis dorsi.

Une première modification de ce muscle consiste en son indépendance complète d'avec l'erector spinæ. C'est le cas chez les insectivores que nous avons disséqués : chez Talpa, l'ilio-costalis, large mais mince, ne débute qu'à la onzième côte (sur treize) puis suit son trajet normal jusqu'à la première. Chez Erinaceus, le muscle n'apparaît qu'à partir de la huitième côte (sur quatorze) ; il reste toujours très grêle et se termine sur l'apophyse transverse de C¹. En dehors des insectivores, nous avons encore rencontré cette particularité chez Mus decumanus, où le muscle ne débute qu'à la onzième côte (sur treize) pour se terminer sur la sixième apophyse transverse cervicale. Aucun auteur ne parle d'une pareille disposition, sauf CUVIER pour le hérisson. MECKEL dit bien que l'ilio-costalis du chameau est isolé, mais la description de CHAUCHEAU s'oppose à cette donnée.

Chez tous les autres mammifères, l'ilio-costalis naît

de l'erector spinæ. Par son intermédiaire, il provient, tantôt de l'ilion, tantôt des apophyses épineuses. Le premier cas, quoique décrit par presque tous les auteurs comme étant général, nous paraît être, en réalité, le plus rare et reposer sur une erreur d'interprétation due à des souvenirs de myologie humaine. En fait, ce n'est que chez les Edentata que nous avons vu les faisceaux costaux venir directement de l'ilion : chez Dasypus, le muscle naît, très étroit, de cet os, puis monte en s'élargissant vers le thorax ; chez Choloepus, il forme un large ruban qui va directement de l'ilion à la vingt-troisième côte, sans s'unir aux très courtes apophyses lombaires. Chez les autres quadrupèdes, les faisceaux postérieurs de l'ilio-costalis proviennent habituellement des apophyses épineuses lombaires et sacrées par l'intermédiaire du tendon commun. Cependant, chez le cheval, ils naissent des apophyses transverses des lombes.

En avant, le muscle atteint la première côte et souvent la dépasse pour monter plus ou moins sur le cou (voir plus loin). Un cas exceptionnel est celui d'Elephas (193) où il s'arrête à la quatrième côte.

Les variations de largeur du muscle sont très considérables. Nous l'avons trouvé très large chez Dasypus et surtout Choloepus. Il l'est un peu moins chez Talpa. Chez les sauteurs : Felis domesticus, Dipus, Lepus, Macropus, il est au contraire très étroit, de même chez les Equidæ, mais un peu moins chez les Bovidæ. Il serait très fort chez le phoque (18). En gros, il semble que sa largeur soit fonction de la largeur relative du thorax.

M. longissimus dorsi.

La description du chien s'applique à peu près à tous

les mammifères, mais il faut remarquer que : 1° l'origine sur les apophyses mamillaires reste la seule chez les quelques mammifères où nous avons vu le tendon épineux faire défaut ; 2° les faisceaux costaux et transversaires d'insertion montent plus ou moins haut dans le thorax et nous ne pouvons relater ici toutes les variations qui ont lieu à ce point de vue.

En ce qui concerne la force du muscle, nous avons constaté sa plus grande largeur chez les sauteurs, mais également chez *Cholæpus*. Parmi les *Ungulata*, il serait particulièrement puissant chez la chèvre, très tendineux chez le chameau (122). Chez le tapir, l'éléphant, l'hippopotame, il ne paraît pas différent de chez les autres mammifères, non plus que chez les pinnipèdes. Chez *Dasyus*, en raison du développement énorme des apophyses mamillaires et de leur obliquité, le muscle est rejeté à leur face inféro-externe.

Les *Mm. mamillo-styloïdei* (plagio-antobliques de STRAUSS-DURCKHEIM, mamillo-accessorii des anthropotomistes) existent chez tous les mammifères ; quand le longissimus caudæ est présent, il les sépare de l'*erector spinæ*.

Mm. spinalis et semi-spinalis.

Le *spinalis* est un muscle inconstant qui, autant qu'on peut en juger des descriptions, toujours difficiles à interpréter, des auteurs, ne manquerait que rarement ; mais on ne peut bien l'affirmer car beaucoup, sous le nom de *spinalis*, désignent ce qui est le *multifidus*. En outre, dans la plupart des cas, il est impossible d'isoler ce muscle du *semi-spinalis*. Parmi les animaux que nous avons disséqués, ces deux muscles faisaient défaut chez

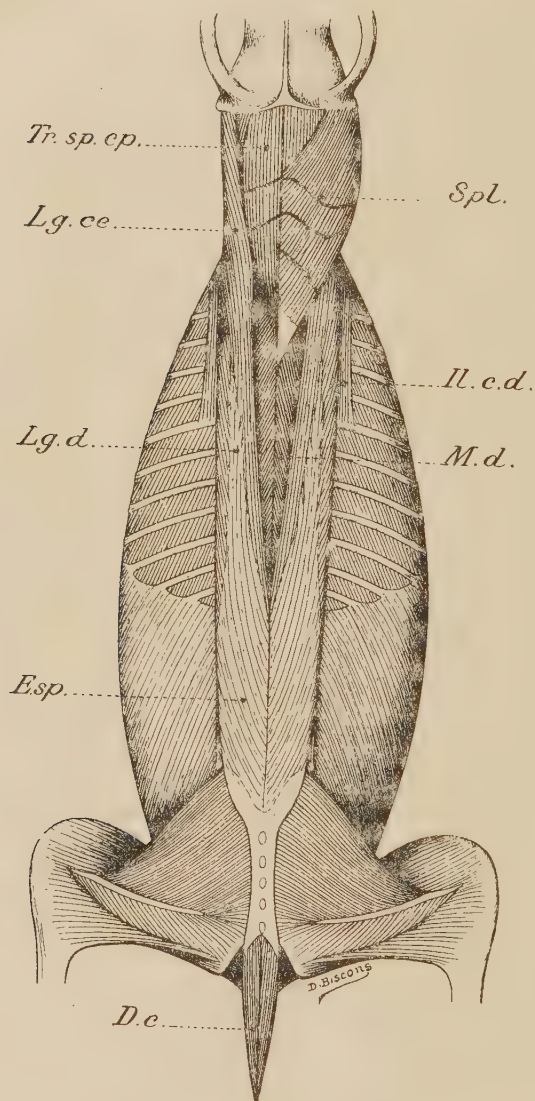


Fig. 31. — Vue dorsale de l'épisme de *Erinaceus europaeus*, $\times \frac{3}{5}$.

Spl., m. splenius, enlevé du côté gauche pour montrer le *Tr. sp. cp.*, m. transverso-spinalis capitis dont le faisceau interne, avec ses deux intersections, est à peu près seul visible; — *Il. c. d.*, m. ilio-costalis dorsi, débutant à la 8^e côte; — *M. d.*, m. multifidus dorsi, bien apparent, puisque le semi-spinalis et le spinalis font défaut; — *Lg. ce.*, m. longissimus cervicis, recouvrant l'origine du longissimus capitis; — *Lg. d.*, m. longissimus dorsi; — *E. sp.*, m. erector spinæ; — *D. c.*, muscles dorsaux de la queue.

Erinaceus, Dasypus et Cholœpus. Chez Talpa, le spinalis manquait seul. Partout, il présente cette particularité d'être centré par rapport à la vertèbre diaphragmatique. Cette disposition n'a été signalée que par ALIX chez le putois et par GRATIOLET et ALIX chez l'hippopotame. Il ressort cependant des descriptions de tous les auteurs qu'elle est constante.

Chez certains (Lepus, Macropus) les faisceaux ultimes du spinalis atteignent les vertèbres cervicales. Dans l'ensemble, la force du muscle semble en rapport avec un grand développement du train antérieur de l'animal. Il est bien développé chez les Equidæ, le tapir, le chameau, le daman, le morse. Chez Hyæna, il serait particulièrement puissant si l'on en croit tous les auteurs (18, 178, 184, 187) qui l'ont disséqué. Il serait aussi très fort chez la girafe (195).

M. multifidus.

Il varie beaucoup dans le nombre et dans la longueur de ses faisceaux, mais, en gros, la disposition que nous avons décrite pour le chien peut servir de type. Dans la partie inférieure des lombes, il est extraordinairement puissant chez les deux sauteurs à attitude semi-verticale que nous avons étudiés : Macropus et Dipus. Mais cette disposition se retrouve chez des animaux non sauteurs : le muscle atteignait un énorme volume dans la région lombo-sacrée chez Dasypus. De même chez Chlamyphorus (156, 158). Ce grand développement chez les tatous est probablement en rapport avec le déroulement de l'animal, cependant il n'est pas réalisé chez le hérisson. Chez Cholœpus, le muscle est extrêmement large, beaucoup plus que le longissimus ou l'ilio-cos-

talés, mais il est très aplati, donc formé de peu de faisceaux.

Mm. rotatores.

Ils sont toujours limités à celles des vertèbres dorsales qui sont en avant de la vertèbre diaphragmatique. Ce sont les seuls des muscles spinaux qui aient été étudiés systématiquement : THEILE, qui les a découverts, les a recherchés chez beaucoup de mammifères mais, du tableau qu'il donne, on ne peut conclure quelles sont les causes qui déterminent leur présence ; c'est ainsi qu'ils manquent chez le cheval, le porc et le veau, et existent chez l'hippopotame, le cerf, le castor, le kangourou, l'ours, le chien, etc. LECHE a donc tort de dire qu'ils manquent aux ongulés. Leurs relations étroites avec les vertèbres postdiaphragmatiques ont été mises en lumière par H. VIRCHOW.

Mm. intermamillaires et interspinales.

Ces muscles courts semblent aussi être habituellement orientés par rapport à la vertèbre diaphragmatique. Nous avons toujours vus *Mm. intermamillares* (muscles intertransversarii mediales des anthropotomistes), constants en arrière de cette vertèbre, disparaître en avant d'elle, à l'exception du seul *Cholæpus* où ces muscles se poursuivaient le long du dos.

Le rapport est moins net pour les *interspinales*. Habituellement, ils existent, bien développés, dans toute la région postdiaphragmatique. En avant de celle-ci, ils font défaut pour ne reparaitre qu'à la partie tout antérieure du thorax. Même, chez *Talpa*, *Lepus*, *Cavia*, *Dipus*, *Mus*, les muscles prédiaphragmatiques font défaut. Par contre, chez *Erinaceus*, ils reviennent de D⁶ à

D³. Chez certains mammifères, ils existent tout le long du tronc ; c'est d'abord le cas des pinnipèdes, où ce fait semble en rapport avec l'adaptation à la vie aquatique : Phoca (172), Otaria (177), Halichærus et Arctocephalus (182). C'est encore le cas chez Giraffa (191), Hippopotamus (190), Sus, Camelus et Bos (122), Felis domesticus (180) ainsi que chez notre Dasypus. Par contre, tous les interspinales faisaient défaut chez notre Chelæpus et il en est de même chez les Equidæ (122).

§ 2. RÉGION CERVICALE. — *M. ilio-costalis cervicis* (cervicalis ascendens seu descendens).

En général, le dernier faisceau de l'ilio-costalis dorsi s'arrête, comme chez le chien, sur l'apophyse transverse de C⁷. Parfois, mais moins souvent, semblé-t-il, il s'arrête à la première côte. Ce n'est que rarement que les faisceaux se prolongent plus haut dans le cou et qu'on peut vraiment parler d'un ilio-costalis cervicis.

Dans le cas le plus commun, il existe deux faisceaux cervicaux, destinés aux apophyses transverses de C⁷⁻⁸ : Dasypsecta et Cœlogenys (165), Viverra civetta (186), Phoca (172), Sus et Lepus (8), Cavia, Mus et Equus. Plus rarement, il existe trois faisceaux cervicaux : la plupart des hystricomorphes et des sciurumorphes (165), Petrogale (144), Hippopotamus (190). Quatre faisceaux, montant jusqu'à C⁴, n'ont été mentionnés que par MACALISTER chez Galera et Viverra civetta : cependant, sur ce dernier animal, ni DEWIS, ni YOUNG, ne les signalent. Enfin, LECHE, chez Myrmecobius, a vu six faisceaux, pour C⁷⁻². Chez les Ongulés domestiques, LESBRE décrit aussi (122, p. 382) un ilio-costalis cervicis qui atteindrait l'axis, mais la position de ce muscle ventralement au levator

scapulæ montre qu'il s'agit là de faisceaux intertransversaires qui appartiennent, probablement, au système des scalènes et qui en tout cas sont nettement ventraux, comme nous avons pu le vérifier par l'étude de l'innervation.

Si, à côté de tous les animaux que nous venons d'énumérer, on songe au grand nombre de mammifères où on l'a cherché en vain, on doit conclure que l'ilio-costalis cervicis est un muscle rare, et que son absence est la règle.

M. splenius.

Les variations de ce muscle portent : 1° sur l'extension des origines et des insertions ; plus l'origine s'étend haut, le long du cou, plus l'insertion se rapproche de la ligne médiane et réciproquement ; en effet, les faisceaux qui viennent du septum nuchal (ou, éventuellement, des apophyses épineuses cervicales) vont surtout à l'occipital, ceux du dos à l'apophyse mastoïde (ou à la paramastoïde) ; 2° sur la présence ou l'absence de faisceaux destinés aux apophyses transverses. Ces faisceaux sont souvent considérés comme un muscle spécial, le *splenius colli* (ou *cervicis*) qu'on oppose aux faisceaux céphaliques ou *splenius capitis* ; nos dissections nous montrent qu'il n'en est rien et que les uns et les autres forment une même entité.

Vu la grande quantité de documents que nous avons sur ce muscle, et l'impossibilité où nous sommes, actuellement, de déterminer d'une façon précise les facteurs fonctionnels qui règlent ses variations, nous l'étudierons tour à tour dans les différents ordres.

Marsupialia. — L'origine du muscle est généralement

étendue, ce qui correspond aux dimensions de la tête, Sur notre *Macropus*, le muscle naît de tout le septum nuchal et de D^{1-3} . Chez *Phascolarctos*, cette origine descend jusqu'à D^5 .

Le *splenius colli* fait défaut chez *Didelphys* (141), *Myrmecobius* (127) et *Macropus*. Il va aux trois premières cervicales chez *Phascolarctos* (143, 147), *Dendrolagus* (145), *Petrogale* (144), *Phascolomys* (142), à la première seulement chez *Sarcophilus* (142).

Pholidota. — Le *splenius colli* fait défaut (162).

Xenarthra. — Il n'y a pas de *splenius colli* chez les *Myrmecophagidæ* : *Cyclothurus* (123), *Tamandua* et *Myrmecophaga* (162). Seul, le *Tamandua* de CUVIER et LAURILLARD avait un faisceau destiné à C^1 . Ce muscle fait aussi défaut chez les *Dasypodidæ* : *Dasypus* (162, 123, le nôtre), *Tatusia* (158), *Chlamydophorus* (155, 156, 158), *Tolypeutes* (161). Dans cette famille, l'insertion du muscle est assez latérale, l'origine va loin en arrière : D^5 sur notre *Dasypus*.

Chez les *Bradypodidæ*, les dispositions sont très différentes suivant les genres. Chez *Choloepus*, le muscle, normal, naît des épines de C^2 à D^1 et va à l'occipital. Chez *Bradypus*, par contre, il y a un très grand *splenius colli* qui va aux cinq (157, 159), ou aux six (18) premières cervicales. Le faisceau cranien faisait défaut sur les deux premiers exemplaires. Cette énorme différence d'avec l'unau paraît en rapport avec la grande longueur du cou (9 vertèbres) du bradype.

Ungulata. — Chez les *Perissodactyla*, le muscle, large et mince, recouvre toute la nuque. Son insertion recule jusqu'à D . Il y a un grand *splenius colli* qui va aux cinq⁵ (*Equus*) ou six (*Tapirus*, 194) premières cervicales.

Chez les Artiodactyla, le muscle est, en général, moins développé, malgré le poids plus grand de la tête. Le splenius colli ne va plus qu'à C¹⁻² chez le bœuf (122), qu'à C¹ chez l'hippopotame (190, 192), le porc, la chèvre (122); ce dernier faisceau est même inconstant chez le mouton (122)¹. Chez les artiodactyles à très long cou, le splenius semble manquer : chez la girafe, LAVOCAT décrit un splenius allant à la mastoïde et à C¹⁻³. MURIE prétend que ce muscle fait défaut et que cet auteur a confondu avec le longissimus cervicis. Chez le chameau, MECKEL voit le splenius comme un mince faisceau qui se détache du biventer et va à l'occipital. Cependant CUVIER ne trouve pas ce muscle et CHAUVEAU dit qu'il est remplacé par une aponévrose. Il semble en effet que le faisceau décrit par MECKEL soit un spinalis capitis; il faudrait en connaître l'innervation.

Chez Hyrax, le splenius va de D⁶⁻⁴ à l'occipital et à C¹ (18, 188, 189, 196).

L'éléphant a un large splenius qui couvre toute la nuque et va à toute la ligne occipitale. Il est fait de deux couches superposées (193).

Carnivora. — Le splenius capitis a tout à fait le type du chien. Quant au splenius colli, son absence est la règle et MECKEL donne une longue liste des espèces où il fait défaut. Il y a cependant quelques exceptions : anormalement, un faisceau atloïdien se trouve chez le chien. DEWIS l'a rencontré chez la civette, mais pas MACALISTER. Chez Hyæna striata, YOUNG et ROBINSON décrivent un

1. REISER (197) décrit le splenius colli du mouton, du chevreuil, de la chèvre et du cerf comme allant aux apophyses transverses C¹⁻³.

Il n'a probablement pas su isoler de ce muscle le longissimus cervicis, car cette description contraste avec toutes les autres.

splenius colli allant à C³⁻⁴ qui est probablement un longissimus cervicis mal interprété. Chez l'ours, SHEPHERD décrit pour l'axis un faisceau que ne retrouvent ni TESTUT, ni MECKEL. De même, chez la loutre, MACALISTER trouve un splenius colli, mais pas MECKEL. Il faut conclure de tout cela que ce muscle n'existe qu'à titre d'anomalie individuelle chez les carnivores fissipèdes. Chez les pinnipèdes, il fait toujours défaut.

Rodentia. — Chez eux, l'origine du splenius ne s'étend guère sur les vertèbres dorsales, sauf chez les Leporidæ où elle atteint D¹. Le splenius colli fait défaut chez les Myomorphæ et les Sciuromorphæ, dont de nombreuses espèces ont été étudiées. Chez les Hystricomorphæ, il est inconstant : chez Dasypsecta, il va à C³⁻¹ (18) ou à C¹ (165) ; il va à C¹ chez Hystrix (18), Cælogenys, Myopotamus (165), Dolichotis (168). Il manque chez Cavia. Chez les Leporidæ, KRAUSE et HAAK trouvent un splenius colli allant à C¹⁻³. Il faisait défaut sur notre Lepus.

Insectivora. — Chez Talpa, le splenius naît de la moitié caudale du ligament nuchal et d'un gros et fort ligament tendu entre les deux omoplates ; il est tout à fait dépourvu d'attaches vertébrales. Il est très puissant, de même chez Erinaceus, où son origine descend jusqu'à C¹ et où existent trois intersections tendineuses. Chez tous deux, le splenius colli fait défaut. Il manque aussi chez Gymnurus, Potamogale (148), et Chrysochloris (154). Chez Erinaceus, LECHÉ le décrit comme allant à C¹⁻⁵ ; cependant, sur trois individus, nous ne l'avons pas vu, MECKEL de même.

Mm. longissimus cervicis, atlantis et capitis.

Le longissimus dorsi est essentiellement continué, dans la nuque de tous les quadrupèdes, par un ensemble de

faisceaux longs unissant les apophyses transverses entre elles, et avec la région mastoïdienne du crâne (temporal ou occipital). Ces faisceaux peuvent, plus ou moins distinctement, se grouper en trois muscles qui sont ceux que nous avons décrits chez le chien.

Le *longissimus cervicis* (transversarius cervicis) se porte d'habitude des apophyses transverses des dorsales antérieures à celles des cervicales postérieures; mais il peut être localisé au cou, tandis qu'en dehors de lui le longissimus dorsi se prolonge aussi dans cette région. Il ne fait défaut que chez *Chlamyphorus* (156) et *Dasypus* dont les vertèbres cervicales 2 à 4 sont soudées; cependant il existe chez *Dipus* où la soudure est plus étendue. Parfois le muscle est inséparable du longissimus dorsi : *Cholæpus*. Plus fréquemment, il s'unit au longissimus capitis et, souvent, d'une façon intime.

Son origine peut atteindre en arrière D^9 : *Equus*; d'autres fois elle ne dépasse pas C^7 et le muscle reste tout entier cervical : *Erinaceus*. Quelquefois on peut dédoubler le muscle et c'est ainsi que, chez *Cavia cobaya*, il existait une première série de faisceaux allant de D^{6-1} à C^{7-8} , et une seconde allant de D^{4-1} à C^{6-1} .

Le *longissimus capitis* (transversarius capitis, trachelomastoïdeus, complexus minor) est encore plus constant. Il ne ferait défaut que chez *Pteromys* (152) et chez certains rongeurs : *Myoxus* parmi les *Myomorphæ* (166), *Cavia* parmi les *Sciurumorphæ* (163, 165). Cependant nous l'avons vu sur ce dernier mammifère. *Watson* et *Young* disent qu'il manque chez *Hyæna crocuta*. Mais l'examen du texte de ces auteurs prouve qu'il existe bien et qu'ils l'ont pris pour un *splenius colli*. Chez tous les mammifères, ce muscle s'insère sur la partie externe de la face

postérieure du crâne, soit sur l'occipital, soit sur le squamosal et, fréquemment, l'os se soulève en une saillie qui forme l'apophyse mastoïde ou la paramastoïde. Presque toujours, cette insertion est unie à celle du splenius et il n'est pas rare que l'union se continue quelque temps le long du bord externe des deux muscles, disposition d'une haute valeur morphologique comme nous le montrerons plus loin.

L'origine du muscle peut reculer jusqu'à D⁶ ou D⁵ : Putorius (169), Viverra civetta (171), Talpa, ou, par contre, ne pas dépasser C⁷ : Cholæpus. Ces modifications d'origine semblent plutôt en rapport avec la forme de la courbure cervicale qu'avec la force du muscle. Chez Dipus, où les vertèbres C²⁻⁷ sont soudées, le muscle va directement de D⁴⁻¹ au crâne. Exceptionnellement, il présente sur son trajet une intersection fibreuse : Didelphys (141) ou même deux : Petrogale (144).

Le *longissimus atlantis* est beaucoup moins fréquent que les précédents. De plus, il est habituellement soudé par son origine au longissimus capitis, plus rarement au longissimus cervicis dont il représente, dans ce cas, le faisceau terminal qu'on a, à peine, le droit d'isoler. C'est le cas chez Cavia (voir plus haut) ; de même chez Dipus où le longissimus cervicis va de D⁷⁻⁵ à C²⁻¹. Parmi les Ungulata, ce muscle existe chez Hyrax, où MURIE et MIVART, qui l'y ont découvert, ont créé pour lui le terme de *complexus tertius*, chez Equus, chez les Bovidæ (122), Hippopotamus (190), Cervus (197). Il est aussi très fréquent chez les Carnivora : Ursus americanus (181), U. maritimus (174), Putorius (169), Hyæna brunnea (178), H. crocuta (184), Viverra civetta (186), Otaria (177), Felis domesticus. Mais il fait défaut chez Hyæna striata (187), et

quelques autres. En dehors des deux ordres précédents, on ne le signale que chez *Gymnura* (148) et nous l'avons vu chez *Cholæpus*.

Les raisons qui déterminent la présence de ce muscle nous échappent, cela d'autant plus que, dans un même genre, il peut exister chez une espèce et pas chez une autre : cas de l'hyène.

Mm. intertransversarii dorsales, cervicis.

Ces muscles sont présents sur tous nos exemplaires, à l'exception, naturellement, de *Dipus* (voir p. 293). Chez *Dasypus*, ils s'arrêtaient à C⁴ (voir p. 293). ALIX signale ces muscles chez *Putorius*; chez *Otaria* (177) et *Phoca* (172) ils seraient bien développés. Parmi les *Ungulata*, on les a décrits chez *Elephantus* (193), *Hippopotamus* (190) et les animaux domestiques. Chez *Camelus*, ils atteindraient un développement extraordinaire (122). Nous n'avons pas d'autres renseignements sur eux.

M. transverso-spinalis capitis (complexus major).

Très généralement, ce muscle se porte des apophyses transverses des vertèbres dorsales antérieures et des apophyses articulaires antérieures des vertèbres cervicales, vers le crâne. Nous avons vu que, chez le chien, un interstice le subdivisait en deux faisceaux, l'un interne ou biverter cervicis, l'autre externe ou complexus proprement dit. Cette division n'est pas constante chez les mammifères et elle tient, selon nous, à l'existence de la courbure cervicale. Toujours, en effet, le faisceau interne est formé de fibres très longues qui naissent caudalement à cette courbure et vont en droite ligne vers la tête; au contraire, les fibres du faisceau externe naissent dans la concavité de la nuque et montent obliquement en avant

et en dedans : les premières sont uniquement extenseurs, les secondes sont aussi fléchisseurs latéraux de la tête. C'est à cette différence qu'il faut probablement attribuer la production, dans le corps du muscle, de l'interstice qui sépare les deux faisceaux. Ainsi cette subdivision est loin d'avoir la valeur que lui attribuent certains auteurs qui décrivent les deux faisceaux comme deux muscles indépendants. Elle est d'autant moins importante que souvent, chez le même animal, la disposition des faisceaux varie. Nous n'insisterons donc pas sur ce caractère.

Plus intéressante est la comparaison des origines. Celles-ci paraissent s'étendre d'autant plus en arrière que la tête est plus lourde. Le maximum semble être réalisé chez *Hippopotamus*, où le muscle débute à D^{10} (190) et *Elephantus* où il débute à D^{12} (193). Habituellement, le muscle s'arrête à D^5 . Crânialement, son origine remonte toujours haut dans le cou : il n'est pas rare qu'elle atteigne l'axis et même l'atlas. Quant à l'insertion crânienne du muscle, elle est, chez tous les mammifères, à peu près la même.

On écrit généralement que le biverter a aussi des origines sur les apophyses épineuses. Celles-ci nous semblent beaucoup plus rares qu'on ne le dit. Elles paraissent exister surtout chez les *Carnivora* : elles renforcent la puissance du muscle chez ces animaux où la tête doit souvent effectuer de violents mouvements de retrait pour arracher une proie. Cette attache épineuse se fixe sur les premières dorsales et, parfois, la dernière cervicale ; on l'a signalée chez *Putorius*, *Hyæna*, *Viverra*, *Otaria*, et quelques autres. Ce que nous avons dit du chien nous donne à penser que cette origine est secondaire et développée aux dépens du fascia du spinalis. En dehors des

Carnivora, nous ne l'avons vue signalée que chez les Equidæ et certains Artiodactyla.

Chez tous les mammifères, le transverso-spinalis capitis est extrêmement puissant ; c'est de beaucoup le plus fort de tous les muscles de la nuque. Chez Chlamydomorphus (156, 158) et Hyæna (184), il serait particulièrement développé, faible au contraire chez Giraffa (191, 195). Il présente parfois des intersections tendineuses linéaires et celles-ci sont d'autant plus nombreuses que les faisceaux sont plus longs : par conséquent, le biverter a plus d'intersections que le complexus et, dans le biverter lui-même, ces intersections intéressent surtout la partie interne du muscle, celle dont les faisceaux naissent le plus loin en arrière. Leur nombre est variable : chez Myrmecobius, LECHE en signale six pour le faisceau interne ; il y en a quatre à l'interne et une à l'externe chez Equus, quatre aussi au biverter d'Aonyx (176). Plus fréquemment, il n'y en a que deux au biverter et une au complexus : Erinaceus, Cavia, Cricetes (166), Hyæna (18). Plus souvent encore les intersections font défaut : Dasypus, Choloëpus, Talpa, Lepus, Didelphys (141), Bradypus (157, 159), etc. Aucune règle ne nous paraît pouvoir être établie au sujet des causes de leur présence ou de leur absence chez les différentes espèces. Notons seulement qu'en aucun cas, le ventre interne ne possède, comme chez l'homme, de tendon intermédiaire ; le nom de biverter cervicis est donc impropre.

M. spinalis cervicis.

Ce muscle est beaucoup plus inconstant que le spinalis dorsi. Il paraît exister surtout chez les carnivores. Très fort chez Hyæna, il va de D¹ à C² en s'unissant au passage à toutes les vertèbres intermédiaires (184). Il serait

fort aussi chez *Viverra civetta* (171), *Mustela martes*, *Lutra* (18), *Aonyx* (176), *Putorius* (169). Par contre, il fait défaut chez les pinnipèdes : tout au plus peut-on dire que, chez *Trichechus*, le *spinalis dorsi* monte jusqu'à C⁶ (177) alors qu'il s'arrête au dos chez *Otaria* (177) et *Phoca* (172). Cependant, chez *Phoca*, MECKEL, décrit un *spinalis cervicis* allant de D⁴⁻⁵ à C³⁻⁴. Chez les Marsupialia, ce muscle paraît bien développé : *Phascolarctos* (147), *Didelphys* (141), *Dendrolagus* (145), *Myrmecobius* (127). Dans tous les autres groupes, il semble rare : nous l'avons trouvé, mais faible, chez *Lepus*. Il existait encore chez *Equus*, allant de D² à C⁴. CHAUVÉAU le signale chez *Camelus*, *Ovis* et *Capra*. En gros, il semble que la présence de ce muscle coïncide avec une forte musculature nuchale et une courbure du cou bien accentuée.

M. multifidus cervicis.

Il existe chez tous les mammifères, sans grandes variations et toujours assez épais. Il ne ferait défaut que chez *Chlamydomorphus truncatus* (156) où les faisceaux du *multifidus* cessent à D¹. Chez *Dipus*, malgré la soudure de C²⁻⁷ en une seule pièce, il existait un *multifidus cervicis* réunissant les apophyses transverses des premières dorsales à l'unique épine du bloc cervical.

Mm. interarticulares.

Ils représentent en réalité la couche la plus profonde du *multifidus* ; mais ce qui les caractérise, c'est que leurs fibres, au lieu d'être obliques, ont une direction longitudinale. Aussi est-il toujours très difficile de séparer ces muscles du *multifidus* sus-jacent ; de plus, en dedans, la séparation d'avec les interspinales est souvent loin d'être nette. VIRCHOW a montré que, chez *Meles taxus*, inter-

articulaires et interspinales formaient une masse longitudinale unique que déprimait un simple sillon superficiel. Il appelle fasciculi interarcuales recti nos interspinales et fasciculi interarcuales obliqui, les interarticulaires. En fait, cette disposition n'est pas propre au *Meles taxus*, mais nos dissections nous ont montré qu'il y avait presque autant de types différents que d'espèces. Nous ne pouvons entrer dans une description détaillée à ce sujet.

Mm. interspinales.

Ils n'existent naturellement que si il y a des apophyses épineuses. Quand celles-ci font défaut, les muscles sont remplacés par des faisceaux qui s'étendent entre les arcs neuraux et peuvent être dits *interneurales*. Dans ce cas, il se différencient mal d'avec les interarticulaires et le multifidus. Chez les Pinnipèdes, les muscles interspinales seraient particulièrement bien développés. De même chez Hyrax et Hippopotamus. Chez Giraffa (191) ils seraient remplacés par des ligaments élastiques. Nous les avons trouvés sur tous les mammifères que nous avons disséqués, sauf chez Erinaceus et Dipus.

Mm. suboccipitales.

Chez la grande majorité des mammifères, ils ne sont que quatre. En effet, les deux muscles que nous avons appelés chez le chien : rectus capitis major superficialis et profundus, sont confondus en un seul, le rectus capitis major proprement dit, dont l'origine occupe toute la crête de l'apophyse épineuse de l'axis. Le dédoublement de ce muscle en deux faisceaux superposés et totalement indépendants est, selon nous, causé par l'allongement énorme de l'apophyse épineuse de l'axis, consécutif à l'hypertrophie de l'obliquus caudalis.

M. rectus capitis dorsalis major. — Le dédoublement de ce muscle, tel que nous venons de l'indiquer, semble être la règle chez tous les carnivores et chez de nombreux marsupiaux : *Petrogale* (144), *Phascolarctos* (147), *Macropus* (146, nous-même). En dehors de ces ordres, le dédoublement est assez rare ; il existe chez *Equus* (18, 122). CHAPPUIS le signale également chez *Cyclothurus*, les *Dasypodidæ* et *Lepus*. Cependant, ni sur *Chlamydophorus*, ni sur *Tolypeutes*, ni sur notre *Dasypus*, le dédoublement n'avait lieu ; non plus sur notre *Lepus*. Par contre, le *rectus major* de *Cavia* et de *Talpa* montre une tendance au dédoublement. Chez *Sus* (122) et *Elephantus* (193) le muscle est décrit comme divisé en un faisceau externe et un interne. Il est probable que le premier correspond au faisceau profond, le second au superficiel.

L'origine du *rectus major* peut s'étendre sur les vertèbres voisines de l'axis. Chez *Tapirus* (194) et *Myrmecobius* (127) il naît de C^{1+2} ; chez *Didelphys*, où le muscle est énorme, il naît de C^{2+3} (141) ; de même chez *Chlamydophorus* (156). Sur notre *Dasypus*, où C^{2+4} sont soudées, il provient de ces vertèbres et chez *Dipus*, où C^{2+7} sont aussi soudées, de leur unique épine.

D'après MURIE, le muscle naîtrait, chez *Trichechus*, des apophyses articulaires postérieures C^{3+7} et de l'apophyse articulaire supérieure de D^1 (177, p. 438). L'auteur a dû faire une confusion avec quelques faisceaux d'un complexe.

M. rectus capitis dorsalis minor. — ALIX signale son absence chez *Putorius*. Ce serait un fait unique chez les mammifères, et d'autant plus étonnant que les carnivores ont des muscles sous-occipitaux toujours bien développés.

pés. Chez Dasypus et chez Erinaceus, le muscle était à peu près soudé à l'obliquus cranialis par son bord latéral. Chez Ursus, Testut le décrit comme double.

M. obliquus capitis caudalis. — Toujours gros, ce muscle voit, chez quelques marsupiaux, son origine s'étendre : C²⁻⁴ chez Phascolarctos (147) et notre Dasypus, C²⁻⁵ chez Didelphys (141). Chez Macropus, VIRCHOW décrit sur l'apophyse articulaire de C³ une origine supplémentaire que nous n'avons pas retrouvée.

M. obliquus capitis cranialis. — Ce muscle serait dédoublé chez Arctomys et Meles (7), Elephantus (193) et Phascolarctos (147). CHAPPUIS dit qu'il est triple chez Felis domesticus, ce que ni STRAUSS-DURCKHEIM, ni nous, n'avons constaté. Parmi les édentés, il fait défaut chez Chlamydomorphus (156, 158), et est très faible chez Tatusia (158). Nous avons vu que, chez Dasypus, il était à peu près soudé au rectus minor ; peut-être en est-il de même chez Chlamydomorphus, et cela en a-t-il imposé pour une absence ? Fréquemment aussi, l'obliquus cranialis est accolé au rectus lateralis, mais l'innervation ventrale de ce dernier permet toujours de le distinguer.

Étudiés au point de vue de leurs dimensions relatives, les quatre muscles sont très différents. L'obliquus caudalis est toujours le plus volumineux ; puis vient le rectus major. Les deux autres sont bien plus restreints, le rectus minor surtout. Chez les carnivores, ces muscles, et en toute première ligne l'obliquus caudalis, atteignent le maximum de développement. Les grandes dimensions de l'atlas et de l'axis permettent déjà d'en préjuger. Chez la plupart des Marsupialia et des Ungulata, les muscles sont, aussi, volumineux mais moins. C'est chez les Brachydontidae qu'ils sont le plus petits.

§ 3. RÉGION SACRO-CAUDALE. — Les muscles dorsaux de la queue sont, chez tous les mammifères, conformés d'une manière presque absolument identique à celle que nous avons décrite pour le chien. Une épaisse gaine aponévrotique les enveloppe toujours.

M. longissimus caudæ (muscle sacro-coccygien, CUVIER; levator caudæ externus, MECKEL et LECHE; extensor externus caudæ, BENDZ; sacro-coccygien supérieur, CHAUVEAU).

Chez certains mammifères à queue courte, les origines de ce muscle ne remontent pas au delà de la dernière vertèbre sacrée; elles restent donc séparées de l'origine de l'*erector spinæ* par un large intervalle où s'insinuent les *glutæi*: *Talpa*, *Erinaceus*. D'autres fois, quelques faisceaux unissent les deux muscles: *Dasypus*. Mais, chez les mammifères à longue queue, le *longissimus caudæ* remonte par-dessus le sacrum et s'étend dans les lombes: nous l'avons vu atteindre D¹³ chez *Macropus* et D¹¹ chez *Dipus*. Néanmoins, quoique conformé tout à fait d'après le type du *longissimus* du tronc, il en reste indépendant et, abstraction faite de quelques faisceaux anastomotiques inconstants, ne se fusionne jamais avec l'*erector spinæ* en dedans duquel il est situé.

Aux lombes, les faisceaux du muscle naissent habituellement des apophyses styloïdes, parfois aussi des mamillaires; au sacrum et à la queue ils viennent des apophyses transverses. Il est rare que cette origine dépasse en arrière les caudales antérieures. Dès la cinquième ou la sixième vertèbre, il n'y a plus que quelques fibres charnues qui se poursuivent pendant le premier ou les deux premiers tiers de la queue chez les animaux à queue longue. pendant toute la queue chez ceux à queue

courte. Il en résulte que les tendons naissent toujours très loin des vertèbres auxquelles ils sont destinés. Ainsi, chez *Macropus*, le premier faisceau charnu naît de D^{13} , L^{12} , et va aux apophyses mamillaires des sixième, septième et huitième caudales ; chez *Dipus*, il naît de D^{11-12} , L^{11} et va aux apophyses des huitième à douzième caudales ; le tendon destiné à la huitième vertèbre apparaît dès le niveau de L^4 et celui destiné à la vingtième, apparaît dès la première caudale. Nous ajouterons que, d'une façon constante, les quatre ou cinq premières caudales ne reçoivent pas de tendons du longissimus.

M. abductor dorsalis caudæ (muscle lateralis caudæ, BENDZ ; partie de l'abducteur externe de la queue, MECKEL ; partie du sacro-coccygien latéral, CHAUVEAU).

LECHE dit que ce muscle n'existe que chez le chat et le chien. Cependant nous l'avons trouvé chez *Equus*, *Talpa* et *Macropus* ; il semble aussi être présent chez *Cycloturus* et *Hystrix* (18). Les descriptions que les auteurs donnent des muscles de la queue sont en général trop brèves pour que l'on puisse se rendre compte s'ils ont rencontré ce muscle. Toujours il se continue par des *Mm. intertransversarii caudæ*, mais ceux-ci ne peuvent jamais être suivis très loin le long de l'organe.

M. multifidus caudæ (levator caudæ internus, MECKEL, LECHÉ ; interépineux supérieur de la queue, CUVIER ; partie du sacro-coccygien latéral, CHAUVEAU).

Les faisceaux qui constituent ce muscle s'étendent toujours beaucoup plus loin dans la queue que ceux du longissimus. Ils sont habituellement inversés par rapport au multifidus du tronc. En effet, chez celui-ci l'attache épineuse (insertion) était en général tendineuse et l'at-

tache mamillaire (origine) charnue; c'est le contraire à la queue où l'on doit donc regarder l'attache mamillaire comme l'insertion et l'attache épineuse comme l'origine. Ainsi, tout le multifidus se trouve orienté par rapport au bassin.

Par ailleurs, ce muscle ne présente, chez les divers quadrupèdes, aucune différence notable. Même quand la queue est peu développée, il se continue néanmoins par dessus le sacrum avec le multifidus lumborum, tandis que le longissimus caudæ a déjà perdu toute relation avec la masse lombaire. Ce n'est que si la queue atteint un degré d'atrophie très marqué que le multifidus caudæ s'arrête en avant sur le sacrum sans atteindre son congénère des lombes : *Equus*.

Chez le chat, le chien, le bœuf et le mouton, BENDZ divise ce muscle en deux parties; chez aucun des mammifères que nous avons disséqués, nous n'avons constaté l'utilité de cette séparation. Signalons, d'autre part, la disposition particulière du *Dasypus* dont le multifidus garde très longtemps un gros volume et où chaque faisceau envoie une petite digitation au derme, à la base de chaque écaille.

Les muscles courts, *interspinales* et *intermamillaires*, ne présentent rien de spécial : les premiers sont toujours limités aux caudales antérieures et inconstants; les seconds sont beaucoup plus gros et font rarement défaut.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

Nous avons fait remarquer, à propos du squelette, que la colonne vertébrale des mammifères formait une voûte élastique réunissant l'un à l'autre les deux bipèdes et

ayant à supporter tout le poids des viscères. En cela, elle se différencie nettement de celle des reptiles, vertébrés semi-rampants où la masse splanchnique repose sur le sol par l'intermédiaire de la paroi ventrale. Le rôle des muscles spinaux sera donc bien différent dans l'un et l'autre cas. Chez les reptiles, ces muscles étaient surtout des fléchisseurs latéraux de la colonne et, comme tels, ils jouaient dans la locomotion un rôle moteur de premier ordre. Chez les mammifères, ils vont surtout s'adapter à maintenir l'intégrité de la voûte du tronc, et s'opposer à toutes les causes qui voudraient affaïsser celle-ci. Leur action sera, avant tout, une action statique, s'exerçant dans le sens dorso-ventral.

Il ne faudrait néanmoins pas croire que ces muscles aient perdu tout rôle locomoteur. Lors de la progression la colonne ne forme pas une tige rigide, mais elle se fléchit dans les deux sens latéral et dorso-ventral. Lorsque l'animal, en marchant, porte en avant une de ses pattes postérieures, la colonne lombaire s'infléchit du même côté en une courbe concave : presque simultanément, la patte antérieure du côté opposé se porte en avant, déterminant dans le train antérieur de l'animal une deuxième concavité de direction opposée. Le même phénomène se reproduit en sens inverse, lorsque, les deux pattes considérées ayant touché le sol, les deux autres entrent en jeu. Le tronc décrit donc dans son ensemble une série de mouvements ondulatoires, bien visibles sur un animal à longue échine comme une belette. Dans la marche à l'amble, ces incurvations n'ont pas lieu, aussi a-t-on remarqué que cette marche était justement employée par les animaux rhumatisants à colonne devenue presque rigide (STRAUSS-DURCKHEIM).

D'autre part, chez les coureurs ou les sauteurs, on observe, au moment où bondit l'animal, une détente brusque de la colonne préalablement fléchie, et il est facile de constater que le point maximum de flexion correspond à la vertèbre diaphragmatique. Dans cette action, les muscles spinaux jouent un rôle locomoteur essentiel, mais qui s'exerce dans le sens dorso-ventral. Enfin, dans la marche, ces muscles ont continuellement à entrer en jeu pour corriger les déplacements du centre de gravité consécutifs au lever des différents membres. Tout ce qui précède montre donc que les muscles spinaux agissent dans la locomotion, mais, nous le répétons, cette action, sauf dans le cas du saut, et encore d'une façon passagère, est une action de deuxième plan, le rôle essentiel étant joué par les muscles moteurs des membres.

Il est relativement facile de grouper en quelques grands ensembles, à fonctions physiologiques précises, la longue série de muscles que nous avons précédemment décrits. Nous ferons abstraction de tous les petits muscles courts, intervertébraux, dont le rôle semble être surtout celui de ligaments actifs destinés à s'opposer, grâce à leur tonicité, à un déplacement trop brusque des surfaces en contact.

Une première masse, destinée à solidariser le train antérieur avec le postérieur, est représentée par l'ensemble des muscles qui naissent du tendon commun : *longissimus* et *spinalis dorsi*, *ilio-costalis*; nous pouvons les désigner sous le nom collectif de *lumbo-dorsalis*. Cet ensemble naît de toutes les apophyses épineuses de la région postdiaphragmatique (dernières dorsales, lombaires et sacrées) par le puissant tendon superficiel que

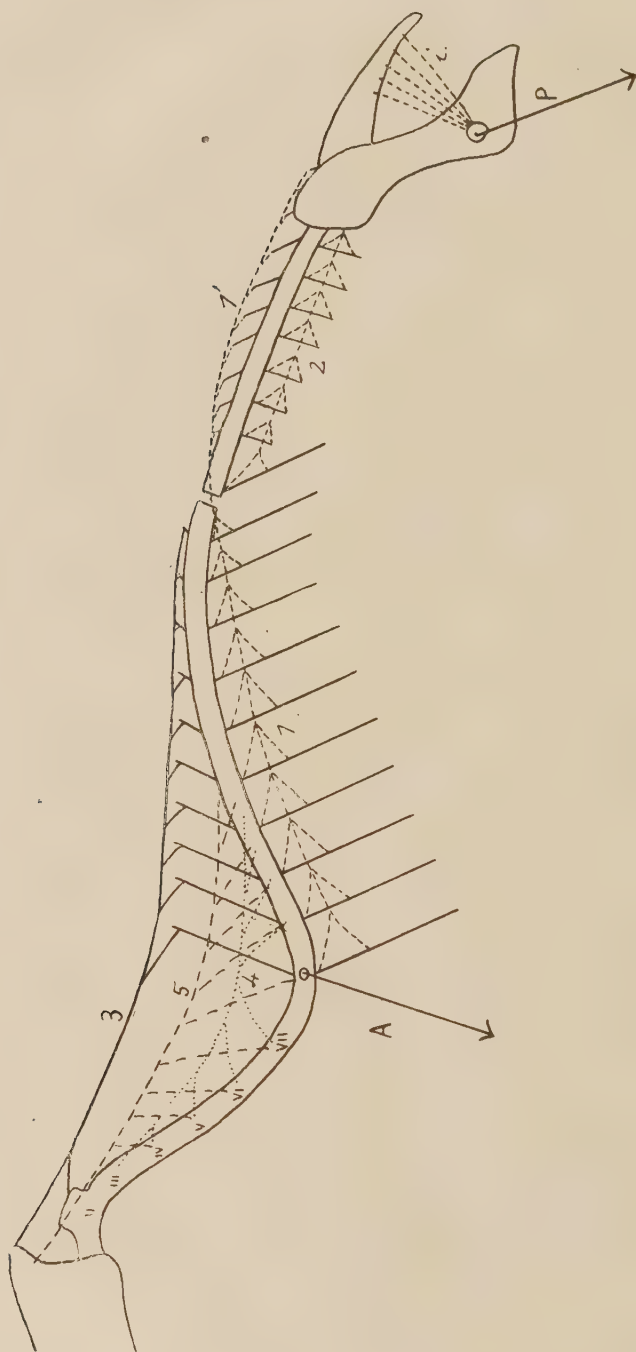


Fig. 32. — Schéma de la disposition des muscles spinaux d'un mammifère, en vue d'expliquer leur rôle dans la statique du tronc.

P, point d'appui du train postérieur ; — *t*, *m*, ischio-caudaux, fixant la colonne vertébrale à l'ischion ; — *2*, partie de l'érector spinæ limitée aux vertèbres postdiaphragmatiques et consolidant le train postérieur ; — *1* et *1'*, lombo-spinalis, c'est-à-dire grande masse longitudinale qui unit le train postérieur à l'anérieur ; *1'*, son origine tendineuse sur les apophyses tendineuses ; *1*, sa terminaison sur les côtes et les apophyses transverses ; — *3*, ligament de la nuque ; — *4*, *m*, longissimus cervicis ; — *5*, *m*, transverso-spinalis capitis ; — ces trois dernières formations solidarisent les deux bras du train antérieur et sont à cheval sur son point d'appui, *A*.

nous avons décrit. Se prolongeant d'habitude jusqu'au niveau de la sixième côte, ce tendon émet, en dehors comme en dedans, de nombreux faisceaux musculaires : les faisceaux externes qui s'attachent sur les côtes forment l'ilio-costalis et les digitations externes du longissimus ; les faisceaux internes qui s'attachent sur les apophyses transverses et épineuses forment les tendons internes du longissimus et le muscle spinalis. Tout ce système est encore renforcé par le semi-spinalis qui perd toute relation avec le multifidus pour entrer au service de la masse lombo-dorsale, par les petits faisceaux mamillaires du longissimus, et par les faisceaux costaux de l'ilio-costalis. Il constitue donc un ensemble très compliqué, mais on a l'impression que, malgré la valeur et l'innervation différente des muscles qui le composent, il forme un tout au point de vue physiologique, et que, tandis que le rôle de soutien passif de la voûte du tronc est réservé aux ligaments sur et interépineux, le complexe lombo-dorsalis est l'agent essentiel du soutien actif de cette voûte.

Le point fixe, lorsqu'il s'agit de cet ensemble, peut être soit le train antérieur, soit le postérieur. Quand l'animal, ayant bondi, retombe sur ses pattes antérieures, quand le cheval rue, le point fixe est évidemment en avant. Mais ce sont là des cas d'exception. Fondamentalement, le point d'appui est pris sur le train postérieur et quand il s'agit de sauteurs semi-verticaux comme la gerboise et le kangourou, cette disposition s'exagère encore. Mais s'il en est ainsi, il faut que ce train postérieur soit lui-même solidement fixé pour résister à la traction constante qui est exercée sur lui. Deux groupes de muscles sont adaptés à cette fixation. Le premier,

dont le rôle comme soutien du tronc a bien été mis en lumière par LE HELLO, est représenté par les fessiers et surtout les ischio-tibiaux et ischio-femoraux. Leur contraction tire en bas et en avant le segment de la colonne et de l'os iliaque situé en arrière de la cavité cotyloïde. D'où résulte une force qui s'oppose à l'affaissement de la partie lombaire de la voûte du tronc. En second lieu, cette partie lombaire est consolidée par un système musculaire que nous pourrions appeler ilio-lumbalis si ce nom n'avait déjà été pris dans une autre acception : il s'agit de toute cette masse charnue de l'*erector spinæ* qui naît sur le tendon commun mais, surtout, sur l'ilion, et se termine par une double série de faisceaux externes sur les apophyses transverses des lombes, par une série de tendons internes sur leurs apophyses styloïdes. Quoiqu'on confonde habituellement ce système avec le *lumbo-dorsalis*, nous tenons à insister sur leurs différences d'origine et de terminaison : les fibres du premier vont de l'ilion aux lombes et restent confinées au train postérieur ; celles du second partent des apophyses épineuses de ce train et vont au train antérieur. Nous avons précédemment montré que, contrairement à l'opinion courante, les fibres iliaques ne dépassaient pas la dernière côte.

Si, maintenant, nous passons à l'étude du train antérieur considéré isolément, nous constatons qu'il est possible de le comparer, avec LE HELLO, à un levier coudé à sinus dorsal, dont la colonne cervicale représenterait le bras antérieur, oblique cranialement et dorsalement, la portion prédiaphragmatique de la colonne dorsale représentant le bras postérieur, oblique caudalement et dorsalement. L'angle de ce levier (angle dorso-cervical)

correspond approximativement à la base de sustentation des pattes antérieures. Le poids de la tête, agissant à l'extrémité du bras antérieur, tendrait à entraîner celle-ci en ouvrant l'angle dorso-cervical, mais le ligament de la nuque, qui se porte des apophyses épineuses à l'axis et à l'occiput, en passant comme un pont sur la concavité cervicale, s'oppose à ce mouvement. Plus l'ensemble tête et cou, est lourd, plus ce ligament est fort, et plus les apophyses épineuses qui lui donnent naissance sont hautes et épaisses. Il en résulte que l'angle dorso-cervical peut être considéré, en l'absence de contractions musculaires, comme à peu près fixe. Dans ce cas, le poids de la tête va agir sur l'ensemble du levier et tendra à le faire basculer en avant. A ce mouvement s'oppose le complexe lumbo-dorsalis qui fixe solidement toute la colonne dorsale, c'est-à-dire le bras postérieur du levier, et empêche toute bascule de celui-ci. Il est aidé par le poids des viscères qui résiste à tout surélévement de la voûte et, ainsi, on voit jouer un rôle dans la sustentation de la tête à deux facteurs, le poids viscéral et la masse lumbo-spinale qu'on ne se serait pas attendu à voir entrer en jeu.

Ce que nous venons de dire ne s'applique qu'à la sustentation passive de la tête. Deux systèmes musculaires agissent dans la sustentation active et aident le ligament nuchal qui serait probablement, à lui seul, insuffisant pour le rôle qu'il a à jouer. Le premier système est composé de fibres qui se portent du bras postérieur sur le bras antérieur : leur action aura donc pour effet de s'opposer à l'ouverture de l'angle dorso-cervical, ou de refermer celui-ci lorsque l'animal, ayant baissé la tête pour prendre de la nourriture sur le sol par exemple, veut

redresser le cou. Les muscles qui composent ce système sont formés, les uns de fibres intertransversaires : *longissimus cervicis* et, quand il existe, *ilio-costalis cervicis* ; les autres de fibres interépineuses : *spinalis cervicis*. Le *semi-spinalis cervicis*, et, quand il est présent, le *splenius colli*, rentrent aussi dans cette catégorie, mais le second semble surtout adapté aux mouvements de rotation du cou.

Le second système est beaucoup plus fort. Ses fibres naissent des deux bras du levier et se portent sur la tête au maintien de laquelle elles contribuent fortement. Nous trouvons là un muscle à origines épineuses (au moins primitivement), le *splenius*, et surtout un muscle à origines transversaires : le *transverso-spinalis capitis* ou *complexus major*. Mais, nous le répétons encore, ces muscles ne peuvent agir que si leur point d'appui thoracique est lui-même fixé par la contraction préalable du *lumbodorsalis*, contraction qui exige elle-même celle de l'*ilio-lumbalis*. Ainsi se manifeste l'étroite solidarité des muscles spinaux tout le long de la colonne.

Dans tout ce que nous venons de dire, nous n'avons pas parlé du *multifidus*. C'est que, bien que souvent rangé à côté du *longissimus* et de l'*ilio-costalis* dans les muscles longs de la colonne, il ne joue qu'un rôle secondaire par rapport aux précédents. Aux lombes, le muscle est très étroit et son action renforce seulement celle de l'*ilio-lumbalis*. Au dos, le muscle est beaucoup plus large et agit comme rotateur. Au cou, où la rotation est impossible comme aux lombes (VIRCHOW), le muscle agit comme le *longissimus cervicis*, pour maintenir l'angle dorso-cervical ; mais, dans toutes ces régions, il se comporte toujours beaucoup plus comme un muscle court

que comme un muscle long, tandis que la portion superficielle du transverso-spinalis, différenciée en un semi-spinalis, s'associe étroitement au longissimus.

Quant à la queue, elle ne présente que peu d'intérêt. Remarquons seulement qu'ici le point fixe est en avant, et que les fibres du longissimus caudæ remontent jusque dans les lombes sans se mêler à celles des masses voisines de l'ilio-lumbalis ou du lumbo-dorsalis. Ainsi, la région sacro-lombaire doit être considérée, même chez les quadrupèdes, comme le point fixe essentiel de tout le corps du mammifère, celui autour duquel s'ordonnent tous les faisceaux des muscles spinaux.

ARTICLE II. — MONOTREMATA

I. — ÉTUDE DU SQUELETTE

Nous aurons plus particulièrement en vue le squelette de l'échidné, notre description myologique reposant sur cet animal.

Les *vertèbres cervicales* sont très larges. Toutes ont des apophyses transverses bien développées, surtout l'atlas et l'axis. Elles sont, à partir de la seconde, imbriquées en arrière. L'apophyse épineuse de l'axis est très grande, légèrement antroversée. C³ a une très petite épine ; les autres en sont dépourvues et leur arc postérieur est très mince.

Les *vertèbres thoraciques* sont au nombre de seize ou de quinze (quinze sur notre exemplaire). Elles forment la presque totalité du tronc. Seul, le caractère des apophyses articulaires permettrait de les diviser en pré et postdiaphragmatiques. Pour toutes les autres apophyses

cette séparation n'est pas marquée. Les apophyses épineuses, à peine indiquées sur la première, s'élèvent progressivement d'avant en arrière; toutes sont en rétroversion et celle-ci augmente dans le même sens. Les apophyses articulaires présentent le type prédiaphragmatique jusqu'à D¹², puis le type postdiaphragmatique. Sur leur côté externe existe une apophyse mamillaire qui apparaît sur D⁴, comme un petit tubercule, puis va croissant d'avant en arrière et forme une forte saillie sur les thoraciques postérieures. Sous elle, il n'existe pas d'apophyses transverses et le col de la côte est relié, à distance, à l'apophyse mamillaire par un long ligament.

Les *vertèbres lombaires* sont au nombre de trois : leurs apophyses épineuses continuent la série de celles du dos mais sont un peu moins inclinées. Leurs apophyses mamillaires sont fortes. Elles sont dépourvues d'apophyses transverses, à l'exception de la première lombaire d'E. aculeata où CUVIER signale un petit tubercule que nous avons retrouvé et qui existait aussi sur la deuxième. GERSTAECKER (203) décrit à ces vertèbres une apophyse styloïde; il s'agit probablement des tubercules précédents.

Le *sacrum* a deux à trois vertèbres, identiques aux vertèbres lombaires et à apophyses bien développées. Les corps ne sont pas soudés chez l'ornithorynque (MECKEL).

Les *vertèbres caudales* sont très nombreuses chez l'ornithorynque qui est aquatique; elles le sont moins (13) chez l'échidné, terrestre et fouisseur. Les apophyses épineuses, larges, rétroversées, vont en diminuant de la première à la cinquième, de même pour les apophyses mamillaires. A partir de la sixième vertèbre, les unes et

les autres font défaut. Par contre, il existe tout le long de la queue, de très longues et très larges apophyses transverses vraies.

Vue d'ensemble. — Une large courbure, à concavité ventrale, embrasse toute la colonne depuis C⁷ jusqu'à la queue. Son point culminant correspond à peu près à D¹³. En avant et à partir de C⁵, la colonne cervicale se redresse comme chez tous les mammifères. On voit que les vertèbres dont les apophyses épineuses sont le plus réduites sont justement celles qui occupent la dépression cervicale. Sur elles, s'étend un septum nuchal.

II. — ÉTUDE DES MUSCLES

Les muscles dorsaux de l'ornithorynque ont été décrits par MECKEL et par COUES. OWEN donne encore sur eux quelques rares détails. MAURER a étudié spécialement l'ilio-costalis. En ce qui concerne l'échidné, il n'existe absolument que la monographie de MIVART et les recherches de MAURER sur l'ilio-costalis.

Nous avons, personnellement, disséqué un seul monotrème :

Echidna aculeata Shaw.

§ I. RÉGION THORACO-LOMBAIRE. — *M. ilio-costalis lumborum et dorsi.*

Echidna. — Une mince aponévrose se détache des apophyses épineuses L³⁻¹ et D¹⁵⁻¹⁴; oblique en avant et en dehors, elle croise, sans lui adhérer, la face superficielle du transverso-spinalis, arrive sur le bord externe de celui-ci, et donne naissance à des fibres musculaires. Celles-ci forment un ruban aplati, assez large, qui se dirige en avant, en cheminant sur la face dorsale des

côtes, séparé du transverso-spinalis par un intervalle étendu où l'on voit les levatores costarum et les nerfs dorsaux externes. Les fibres qui naissent de l'aponévrose se terminent sur les côtes 15 à 11; le muscle garde néanmoins sa largeur, parce que recevant dans sa partie externe de nouvelles fibres nées de ces mêmes côtes. Mais ces fibres s'insèrent immédiatement à la

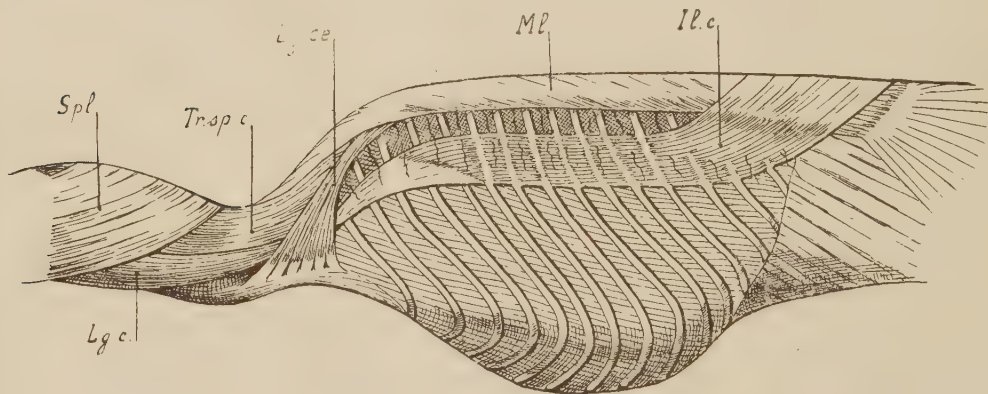


Fig. 33. — Vue latérale de l'épisome d'*Echidna aculeata*, $\times \frac{2}{3}$.

Il. c., m. ilio-costalis; — *Ml.*, m. multifidus lumborum et dorsi; — *Tr. sp. c.*, m. transverso-spinalis capitis; — *Lg. ce.*, m. longissimus cervicis; — *Lg. c.*, m. longissimus capitis; — *Spl.*, m. splenius.

côte qui précède celle dont elles proviennent; par suite, de la onzième à la sixième côte, le muscle est formé uniquement de fibres intercostales unimétamériques. Toutes sont longitudinales et bien distinctes des faisceaux obliques de l'intercostalis externus sous-jacent. A partir de la sixième côte, réapparaissent des fibres longues qui naissent de cette côte et de la cinquième. Elles se terminent sur les côtes quatre à une et sur l'apophyse transverse C'. Cette insertion se fait par un tendon visible, dès la sixième côte, sur le bord externe du muscle.

M. rectus capitis dorsalis major. — Le dédoublement de ce muscle, tel que nous venons de l'indiquer, semble être la règle chez tous les carnivores et chez de nombreux marsupiaux : *Petrogale* (144), *Phascolarctos* (147), *Macropus* (146, nous-même). En dehors de ces ordres, le dédoublement est assez rare ; il existe chez *Equus* (18, 122). CHAPPUIS le signale également chez *Cyclothurus*, les *Dasypodidæ* et *Lepus*. Cependant, ni sur *Chlamydophorus*, ni sur *Tolypeutes*, ni sur notre *Dasypus*, le dédoublement n'avait lieu ; non plus sur notre *Lepus*. Par contre, le *rectus major* de *Cavia* et de *Talpa* montre une tendance au dédoublement. Chez *Sus* (122) et *Elephantus* (193) le muscle est décrit comme divisé en un faisceau externe et un interne. Il est probable que le premier correspond au faisceau profond, le second au superficiel.

L'origine du *rectus major* peut s'étendre sur les vertèbres voisines de l'axis. Chez *Tapirus* (194) et *Myrmecobius* (127) il naît de C^{1-2} ; chez *Didelphys*, où le muscle est énorme, il naît de C^{2-3} (141) ; de même chez *Chlamydophorus* (156). Sur notre *Dasypus*, où C^{2-3} sont soudées, il provient de ces vertèbres et chez *Dipus*, où C^{2-7} sont aussi soudées, de leur unique épine.

D'après MURIE, le muscle naîtrait, chez *Trichechus*, des apophyses articulaires postérieures C^{3-7} et de l'apophyse articulaire supérieure de D^1 (177, p. 438). L'auteur a dû faire une confusion avec quelques faisceaux d'un complexe.

M. rectus capitis dorsalis minor. — ALIX signale son absence chez *Putorius*. Ce serait un fait unique chez les mammifères, et d'autant plus étonnant que les carnivores ont des muscles sous-occipitaux toujours bien développés.

pés. Chez *Dasypus* et chez *Erinaceus*, le muscle était à peu près soudé à l'obliquus cranialis par son bord latéral. Chez *Ursus*, Testut le décrit comme double.

M. obliquus capitis caudalis. — Toujours gros, ce muscle voit, chez quelques marsupiaux, son origine s'étendre : C²⁻⁴ chez *Phascolarctos* (147) et notre *Dasypus*, C²⁻⁵ chez *Didelphys* (141). Chez *Macropus*, VIRCHOW décrit sur l'apophyse articulaire de C³ une origine supplémentaire que nous n'avons pas retrouvée.

M. obliquus capitis cranialis. — Ce muscle serait dédoublé chez *Arctomys* et *Meles* (7), *Elephantus* (193) et *Phascolarctos* (147). CHAPPUIS dit qu'il est triple chez *Felis domesticus*, ce que ni STRAUSS-DURCKHEIM, ni nous, n'avons constaté. Parmi les édentés, il fait défaut chez *Chlamydophorus* (156, 158), et est très faible chez *Tatusia* (158). Nous avons vu que, chez *Dasypus*, il était à peu près soudé au *rectus minor* ; peut-être en est-il de même chez *Chlamydophorus*, et cela en a-t-il imposé pour une absence ? Fréquemment aussi, l'obliquus cranialis est accolé au *rectus lateralis*, mais l'innervation ventrale de ce dernier permet toujours de le distinguer.

Étudiés au point de vue de leurs dimensions relatives, les quatre muscles sont très différents. L'obliquus caudalis est toujours le plus volumineux ; puis vient le *rectus major*. Les deux autres sont bien plus restreints, le *rectus minor* surtout. Chez les carnivores, ces muscles, et en toute première ligne l'obliquus caudalis, atteignent le maximum de développement. Les grandes dimensions de l'atlas et de l'axis permettent déjà d'en préjuger. Chez la plupart des *Marsupialia* et des *Ungulata*, les muscles sont, aussi, volumineux mais moins. C'est chez les *Bradypodidæ* qu'ils sont le plus petits.

§ 3. RÉGION SACRO-CAUDALE. — Les muscles dorsaux de la queue sont, chez tous les mammifères, conformés d'une manière presque absolument identique à celle que nous avons décrite pour le chien. Une épaisse gaine aponévrotique les enveloppe toujours.

M. longissimus caudæ (muscle sacro-coccygien, CUVIER ; levator caudæ externus, MECKEL et LECHE ; extensor externus caudæ, BENDZ ; sacro-coccygien supérieur, CHAUVEAU).

Chez certains mammifères à queue courte, les origines de ce muscle ne remontent pas au delà de la dernière vertèbre sacrée ; elles restent donc séparées de l'origine de l'erector spinæ par un large intervalle où s'insinuent les glutæi : Talpa, Erinaceus. D'autres fois, quelques faisceaux unissent les deux muscles : Dasypus. Mais, chez les mammifères à longue queue, le longissimus caudæ remonte par-dessus le sacrum et s'étend dans les lombes : nous l'avons vu atteindre D¹³ chez Macropus et D¹¹ chez Dipus. Néanmoins, quoique conformé tout à fait d'après le type du longissimus du tronc, il en reste indépendant et, abstraction faite de quelques faisceaux anastomotiques inconstants, ne se fusionne jamais avec l'erector spinæ en dedans duquel il est situé.

Aux lombes, les faisceaux du muscle naissent habituellement des apophyses styloïdes, parfois aussi des mamillaires ; au sacrum et à la queue ils viennent des apophyses transverses. Il est rare que cette origine dépasse en arrière les caudales antérieures. Dès la cinquième ou la sixième vertèbre, il n'y a plus que quelques fibres charnues qui se poursuivent pendant le premier ou les deux premiers tiers de la queue chez les animaux à queue longue, pendant toute la queue chez ceux à queue

courte. Il en résulte que les tendons naissent toujours très loin des vertèbres auxquelles ils sont destinés. Ainsi, chez *Macropus*, le premier faisceau charnu naît de D^{13} , L^{1-2} , et va aux apophyses mamillaires des sixième, septième et huitième caudales ; chez *Dipus*, il naît de D^{11-12} , L^{1-4} et va aux apophyses des huitième à douzième caudales ; le tendon destiné à la huitième vertèbre apparaît dès le niveau de L^4 et celui destiné à la vingtième, apparaît dès la première caudale. Nous ajouterons que, d'une façon constante, les quatre ou cinq premières caudales ne reçoivent pas de tendons du longissimus.

M. abductor dorsalis caudæ (muscle *lateralis caudæ*, BENDZ ; partie de l'abducteur externe de la queue, MECKEL ; partie du sacro-coccygien latéral, CHAUVEAU).

LECHE dit que ce muscle n'existe que chez le chat et le chien. Cependant nous l'avons trouvé chez *Equus*, *Talpa* et *Macropus* ; il semble aussi être présent chez *Cycloturus* et *Hystrix* (18). Les descriptions que les auteurs donnent des muscles de la queue sont en général trop brèves pour que l'on puisse se rendre compte s'ils ont rencontré ce muscle. Toujours il se continue par des *Mm. intertransversarii caudæ*, mais ceux-ci ne peuvent jamais être suivis très loin le long de l'organe.

M. multifidus caudæ (*levator caudæ internus*, MECKEL, LECHÉ ; interépineux supérieur de la queue, CUVIER ; partie du sacro-coccygien latéral, CHAUVEAU).

Les faisceaux qui constituent ce muscle s'étendent toujours beaucoup plus loin dans la queue que ceux du longissimus. Ils sont habituellement inversés par rapport au multifidus du tronc. En effet, chez celui-ci l'attache épineuse (insertion) était en général tendineuse et l'at-

tache mamillaire (origine) charnue; c'est le contraire à la queue où l'on doit donc regarder l'attache mamillaire comme l'insertion et l'attache épineuse comme l'origine. Ainsi, tout le multifidus se trouve orienté par rapport au bassin.

Par ailleurs, ce muscle ne présente, chez les divers quadrupèdes, aucune différence notable. Même quand la queue est peu développée, il se continue néanmoins par dessus le sacrum avec le multifidus lumborum, tandis que le longissimus caudæ a déjà perdu toute relation avec la masse lombaire. Ce n'est que si la queue atteint un degré d'atrophie très marqué que le multifidus caudæ s'arrête en avant sur le sacrum sans atteindre son congénère des lombes : Equus.

Chez le chat, le chien, le bœuf et le mouton, BENDZ divise ce muscle en deux parties; chez aucun des mammifères que nous avons disséqués, nous n'avons constaté l'utilité de cette séparation. Signalons, d'autre part, la disposition particulière du Dasypus dont le multifidus garde très longtemps un gros volume et où chaque faisceau envoie une petite digitation au derme, à la base de chaque écaille.

Les muscles courts, *interspinales* et *intermamillares*, ne présentent rien de spécial : les premiers sont toujours limités aux caudales antérieures et inconstants; les seconds sont beaucoup plus gros et font rarement défaut.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

Nous avons fait remarquer, à propos du squelette, que la colonne vertébrale des mammifères formait une voûte élastique réunissant l'un à l'autre les deux bipèdes et

ayant à supporter tout le poids des viscères. En cela, elle se différencie nettement de celle des reptiles, vertébrés semi-rampants où la masse splanchnique repose sur le sol par l'intermédiaire de la paroi ventrale. Le rôle des muscles spinaux sera donc bien différent dans l'un et l'autre cas. Chez les reptiles, ces muscles étaient surtout des fléchisseurs latéraux de la colonne et, comme tels, ils jouaient dans la locomotion un rôle moteur de premier ordre. Chez les mammifères, ils vont surtout s'adapter à maintenir l'intégrité de la voûte du tronc, et s'opposer à toutes les causes qui voudraient affaïsser celle-ci. Leur action sera, avant tout, une action statique, s'exerçant dans le sens dorso-ventral.

Il ne faudrait néanmoins pas croire que ces muscles aient perdu tout rôle locomoteur. Lors de la progression la colonne ne forme pas une tige rigide, mais elle se fléchit dans les deux sens latéral et dorso-ventral. Lorsque l'animal, en marchant, porte en avant une de ses pattes postérieures, la colonne lombaire s'infléchit du même côté en une courbe concave : presque simultanément, la patte antérieure du côté opposé se porte en avant, déterminant dans le train antérieur de l'animal une deuxième concavité de direction opposée. Le même phénomène se reproduit en sens inverse, lorsque, les deux pattes considérées ayant touché le sol, les deux autres entrent en jeu. Le tronc décrit donc dans son ensemble une série de mouvements ondulatoires, bien visibles sur un animal à longue échine comme une belette. Dans la marche à l'amble, ces incurvations n'ont pas lieu, aussi a-t-on remarqué que cette marche était justement employée par les animaux rhumatisants à colonne devenue presque rigide (STRAUSS-DURCKHEIM).

D'autre part, chez les coureurs ou les sauteurs, on observe, au moment où bondit l'animal, une détente brusque de la colonne préalablement fléchie, et il est facile de constater que le point maximum de flexion correspond à la vertèbre diaphragmatique. Dans cette action, les muscles spinaux jouent un rôle locomoteur essentiel, mais qui s'exerce dans le sens dorso-ventral. Enfin, dans la marche, ces muscles ont continuellement à entrer en jeu pour corriger les déplacements du centre de gravité consécutifs au lever des différents membres. Tout ce qui précède montre donc que les muscles spinaux agissent dans la locomotion, mais, nous le répétons, cette action, sauf dans le cas du saut, et encore d'une façon passagère, est une action de deuxième plan, le rôle essentiel étant joué par les muscles moteurs des membres.

Il est relativement facile de grouper en quelques grands ensembles, à fonctions physiologiques précises, la longue série de muscles que nous avons précédemment décrits. Nous ferons abstraction de tous les petits muscles courts, intervertébraux, dont le rôle semble être surtout celui de ligaments actifs destinés à s'opposer, grâce à leur tonicité, à un déplacement trop brusque des surfaces en contact.

Une première masse, destinée à solidariser le train antérieur avec le postérieur, est représentée par l'ensemble des muscles qui naissent du tendon commun : longissimus et spinalis dorsi, ilio-costalis ; nous pouvons les désigner sous le nom collectif de lumbo-dorsalis. Cet ensemble naît de toutes les apophyses épineuses de la région postdiaphragmatique (dernières dorsales, lombaires et sacrées) par le puissant tendon superficiel que

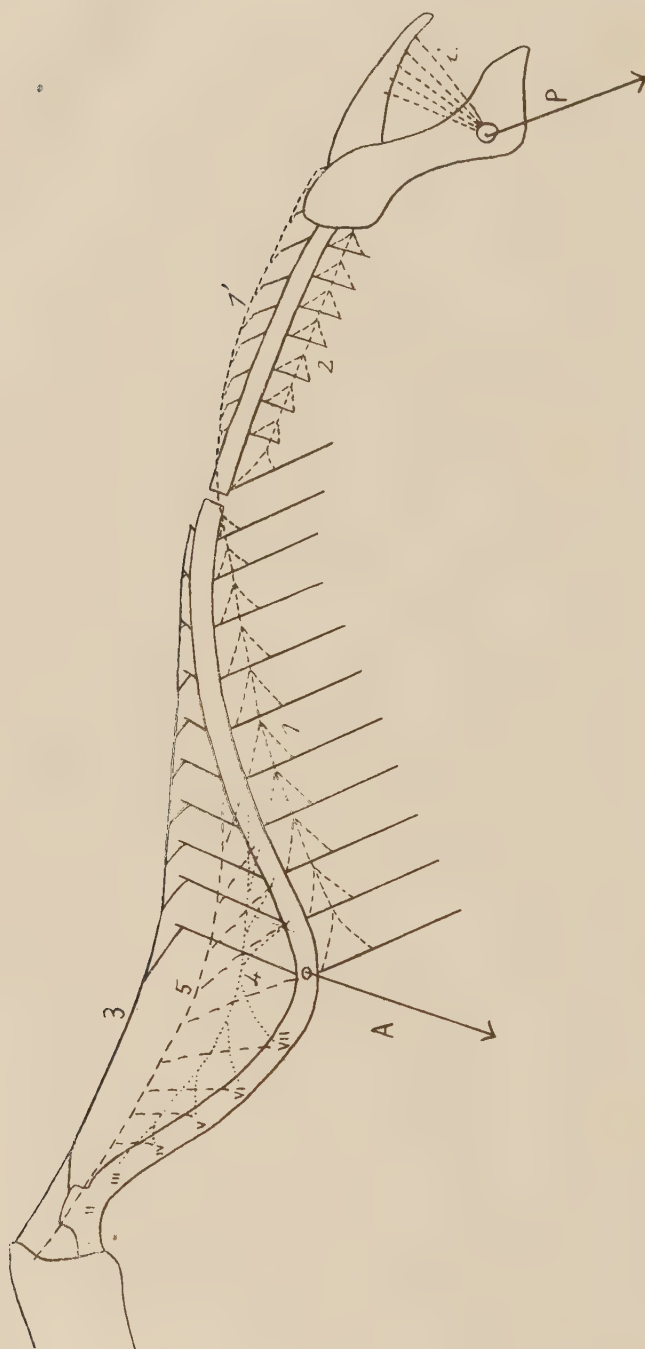


Fig. 32. — Schéma de la disposition des muscles spinaux d'un mammifère. en vue d'expliquer leur rôle dans la statique du tronc.

P, point d'appui du train postérieur ; — *i*, m. ischio-caudaux, fixant la colonne vertébrale à l'ischion ; — *2*, partie de l'erector spinae limitée aux vertèbres postdiaphragmatiques et consolidant le train postérieur ; — *1* et *1'*, lombo-spinalis, c'est-à-dire grande masse longitudinale qui unit le train postérieur à l'anterior ; *1'*, son origine tendineuse sur les apophyses tendineuses ; *1*, sa terminaison sur les côtes et les apophyses transverses ; — *3*, ligament de la nuque ; — *4*, m. longissimus cervicis ; — *5*, m. transverso-spinalis capitis ; — ces trois dernières formations solidarisent les deux bras du train antérieur et sont à cheval sur son point d'appui, *A*.

nous avons décrit. Se prolongeant d'habitude jusqu'au niveau de la sixième côte, ce tendon émet, en dehors comme en dedans, de nombreux faisceaux musculaires : les faisceaux externes qui s'attachent sur les côtes forment l'ilio-costalis et les digitations externes du longissimus ; les faisceaux internes qui s'attachent sur les apophyses transverses et épineuses forment les tendons internes du longissimus et le muscle spinalis. Tout ce système est encore renforcé par le semi-spinalis qui perd toute relation avec le multifidus pour entrer au service de la masse lombo-dorsale, par les petits faisceaux mamillaires du longissimus, et par les faisceaux costaux de l'ilio-costalis. Il constitue donc un ensemble très compliqué, mais on a l'impression que, malgré la valeur et l'innervation différente des muscles qui le composent, il forme un tout au point de vue physiologique, et que, tandis que le rôle de soutien passif de la voûte du tronc est réservé aux ligaments sur et interépineux, le complexe lumbo-dorsalis est l'agent essentiel du soutien actif de cette voûte.

Le point fixe, lorsqu'il s'agit de cet ensemble, peut être soit le train antérieur, soit le postérieur. Quand l'animal, ayant bondi, retombe sur ses pattes antérieures, quand le cheval rue, le point fixe est évidemment en avant. Mais ce sont là des cas d'exception. Fondamentalement, le point d'appui est pris sur le train postérieur et quand il s'agit de sauteurs semi-verticaux comme la gerboise et le kangourou, cette disposition s'exagère encore. Mais s'il en est ainsi, il faut que ce train postérieur soit lui-même solidement fixé pour résister à la traction constante qui est exercée sur lui. Deux groupes de muscles sont adaptés à cette fixation. Le premier,

dont le rôle comme soutien du tronc a bien été mis en lumière par LE HELLO, est représenté par les fessiers et surtout les ischio-tibiaux et ischio-fémoraux. Leur contraction tire en bas et en avant le segment de la colonne et de l'os iliaque situé en arrière de la cavité cotyloïde. D'où résulte une force qui s'oppose à l'affaissement de la partie lombaire de la voûte du tronc. En second lieu, cette partie lombaire est consolidée par un système musculaire que nous pourrions appeler ilio-lumbalis si ce nom n'avait déjà été pris dans une autre acception : il s'agit de toute cette masse charnue de l'*erector spinæ* qui naît sur le tendon commun mais, surtout, sur l'ilion, et se termine par une double série de faisceaux externes sur les apophyses transverses des lombes, par une série de tendons internes sur leurs apophyses styloïdes. Quoiqu'on confonde habituellement ce système avec le *lumbo-dorsalis*, nous tenons à insister sur leurs différences d'origine et de terminaison : les fibres du premier vont de l'ilion aux lombes et restent confinées au train postérieur ; celles du second partent des apophyses épineuses de ce train et vont au train antérieur. Nous avons précédemment montré que, contrairement à l'opinion courante, les fibres iliaques ne dépassaient pas la dernière côte.

Si, maintenant, nous passons à l'étude du train antérieur considéré isolément, nous constatons qu'il est possible de le comparer, avec LE HELLO, à un levier coudé à sinus dorsal, dont la colonne cervicale représenterait le bras antérieur, oblique cranialement et dorsalement, la portion prédiaphragmatique de la colonne dorsale représentant le bras postérieur, oblique caudalement et dorsalement. L'angle de ce levier (angle dorso-cervical)

correspond approximativement à la base de sustentation des pattes antérieures. Le poids de la tête, agissant à l'extrémité du bras antérieur, tendrait à entraîner celle-ci en ouvrant l'angle dorso-cervical, mais le ligament de la nuque, qui se porte des apophyses épineuses à l'axis et à l'occiput, en passant comme un pont sur la concavité cervicale, s'oppose à ce mouvement. Plus l'ensemble tête et cou, est lourd, plus ce ligament est fort, et plus les apophyses épineuses qui lui donnent naissance sont hautes et épaisses. Il en résulte que l'angle dorso-cervical peut être considéré, en l'absence de contractions musculaires, comme à peu près fixe. Dans ce cas, le poids de la tête va agir sur l'ensemble du levier et tendra à le faire basculer en avant. A ce mouvement s'oppose le complexe lumbo-dorsalis qui fixe solidement toute la colonne dorsale, c'est-à-dire le bras postérieur du levier, et empêche toute bascule de celui-ci. Il est aidé par le poids des viscères qui résiste à tout surélévement de la voûte et, ainsi, on voit jouer un rôle dans la sustentation de la tête à deux facteurs, le poids viscéral et la masse lumbo-spinale qu'on ne se serait pas attendu à voir entrer en jeu.

Ce que nous venons de dire ne s'applique qu'à la sustentation passive de la tête. Deux systèmes musculaires agissent dans la sustentation active et aident le ligament nuchal qui serait probablement, à lui seul, insuffisant pour le rôle qu'il a à jouer. Le premier système est composé de fibres qui se portent du bras postérieur sur le bras antérieur : leur action aura donc pour effet de s'opposer à l'ouverture de l'angle dorso-cervical, ou de refermer celui-ci lorsque l'animal, ayant baissé la tête pour prendre de la nourriture sur le sol par exemple, veut

redresser le cou. Les muscles qui composent ce système sont formés, les uns de fibres intertransversaires : *longissimus cervicis* et, quand il existe, *ilio-costalis cervicis* ; les autres de fibres interépineuses : *spinalis cervicis*. Le *semi-spinalis cervicis*, et, quand il est présent, le *splenius colli*, rentrent aussi dans cette catégorie, mais le second semble surtout adapté aux mouvements de rotation du cou.

Le second système est beaucoup plus fort. Ses fibres naissent des deux bras du levier et se portent sur la tête au maintien de laquelle elles contribuent fortement. Nous trouvons là un muscle à origines épineuses (au moins primitivement), le *splenius*, et surtout un muscle à origines transversaires : le *transverso-spinalis capitis* ou *complexus major*. Mais, nous le répétons encore, ces muscles ne peuvent agir que si leur point d'appui thoracique est lui-même fixé par la contraction préalable du *lumbodorsalis*, contraction qui exige elle-même celle de l'*ilio-lumbalis*. Ainsi se manifeste l'étroite solidarité des muscles spinaux tout le long de la colonne.

Dans tout ce que nous venons de dire, nous n'avons pas parlé du *multifidus*. C'est que, bien que souvent rangé à côté du *longissimus* et de l'*ilio-costalis* dans les muscles longs de la colonne, il ne joue qu'un rôle secondaire par rapport aux précédents. Aux lombes, le muscle est très étroit et son action renforce seulement celle de l'*ilio-lumbalis*. Au dos, le muscle est beaucoup plus large et agit comme rotateur. Au cou, où la rotation est impossible comme aux lombes (VIRCHOW), le muscle agit comme le *longissimus cervicis*, pour maintenir l'angle dorso-cervical ; mais, dans toutes ces régions, il se comporte toujours beaucoup plus comme un muscle court

que comme un muscle long, tandis que la portion superficielle du transverso-spinalis, différenciée en un semi-spinalis, s'associe étroitement au longissimus.

Quant à la queue, elle ne présente que peu d'intérêt. Remarquons seulement qu'ici le point fixe est en avant, et que les fibres du longissimus caudæ remontent jusque dans les lombes sans se mêler à celles des masses voisines de l'ilio-lumbalis ou du lumbo-dorsalis. Ainsi, la région sacro-lombaire doit être considérée, même chez les quadrupèdes, comme le point fixe essentiel de tout le corps du mammifère, celui autour duquel s'ordonnent tous les faisceaux des muscles spinaux.

ARTICLE II. — MONOTREMATA

.I. — ÉTUDE DU SQUELETTE

Nous aurons plus particulièrement en vue le squelette de l'échidné, notre description myologique reposant sur cet animal.

Les *vertèbres cervicales* sont très larges. Toutes ont des apophyses transverses bien développées, surtout l'atlas et l'axis. Elles sont, à partir de la seconde, imbriquées en arrière. L'apophyse épineuse de l'axis est très grande, légèrement antroversée. C³ a une très petite épine; les autres en sont dépourvues et leur arc postérieur est très mince.

Les *vertèbres thoraciques* sont au nombre de seize ou de quinze (quinze sur notre exemplaire). Elles forment la presque totalité du tronc. Seul, le caractère des apophyses articulaires permettrait de les diviser en pré et postdiaphragmatiques. Pour toutes les autres apophyses

cette séparation n'est pas marquée. Les apophyses épineuses, à peine indiquées sur la première, s'élèvent progressivement d'avant en arrière; toutes sont en rétroversion et celle-ci augmente dans le même sens. Les apophyses articulaires présentent le type prédiaphragmatique jusqu'à D¹², puis le type postdiaphragmatique. Sur leur côté externe existe une apophyse mamillaire qui apparaît sur D⁴, comme un petit tubercule, puis va croissant d'avant en arrière et forme une forte saillie sur les thoraciques postérieures. Sous elle, il n'existe pas d'apophyses transverses et le col de la côte est relié, à distance, à l'apophyse mamillaire par un long ligament.

Les *vertèbres lombaires* sont au nombre de trois : leurs apophyses épineuses continuent la série de celles du dos mais sont un peu moins inclinées. Leurs apophyses mamillaires sont fortes. Elles sont dépourvues d'apophyses transverses, à l'exception de la première lombaire d'E. *aculeata* où CUVIER signale un petit tubercule que nous avons retrouvé et qui existait aussi sur la deuxième. GERSTAECKER (203) décrit à ces vertèbres une apophyse styloïde; il s'agit probablement des tubercules précédents.

Le *sacrum* a deux à trois vertèbres, identiques aux vertèbres lombaires et à apophyses bien développées. Les corps ne sont pas soudés chez l'ornithorynque (MECKEL).

Les *vertèbres caudales* sont très nombreuses chez l'ornithorynque qui est aquatique; elles le sont moins (13) chez l'échidné, terrestre et fouisseur. Les apophyses épineuses, larges, rétroversées, vont en diminuant de la première à la cinquième, de même pour les apophyses mamillaires. A partir de la sixième vertèbre, les unes et

les autres font défaut. Par contre, il existe tout le long de la queue, de très longues et très larges apophyses transverses vraies.

Vue d'ensemble. — Une large courbure, à concavité ventrale, embrasse toute la colonne depuis C⁷ jusqu'à la queue. Son point culminant correspond à peu près à D¹³. En avant et à partir de C⁶, la colonne cervicale se redresse comme chez tous les mammifères. On voit que les vertèbres dont les apophyses épineuses sont le plus réduites sont justement celles qui occupent la dépression cervicale. Sur elles, s'étend un septum nuchal.

II. — ÉTUDE DES MUSCLES

Les muscles dorsaux de l'ornithorynque ont été décrits par MECKEL et par COUES. OWEN donne encore sur eux quelques rares détails. MAURER a étudié spécialement l'ilio-costalis. En ce qui concerne l'échidné, il n'existe absolument que la monographie de MIVART et les recherches de MAURER sur l'ilio-costalis.

Nous avons, personnellement, disséqué un seul monotrème :

Echidna aculeata Shaw.

§ I. RÉGION THORACO-LOMBAIRE. — *M. ilio-costalis lumborum et dorsi.*

Echidna. — Une mince aponévrose se détache des apophyses épineuses L³⁻¹ et D¹⁵⁻¹⁴; oblique en avant et en dehors, elle croise, sans lui adhérer, la face superficielle du transverso-spinalis, arrive sur le bord externe de celui-ci, et donne naissance à des fibres musculaires. Celles-ci forment un ruban aplati, assez large, qui se dirige en avant, en cheminant sur la face dorsale des

côtes, séparé du transverso-spinalis par un intervalle étendu où l'on voit les levatores costarum et les nerfs dorsaux externes. Les fibres qui naissent de l'aponévrose se terminent sur les côtes 15 à 11; le muscle garde néanmoins sa largeur, parce que recevant dans sa partie externe de nouvelles fibres nées de ces mêmes côtes. Mais ces fibres s'insèrent immédiatement à la

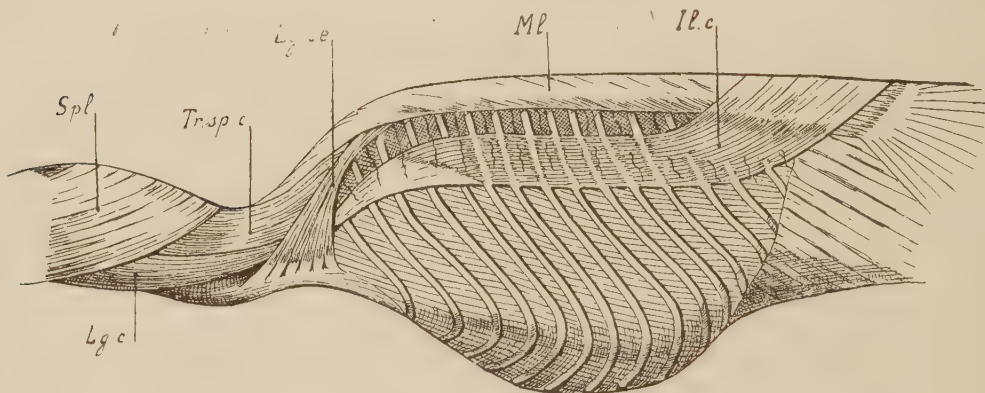


Fig. 33. — Vue latérale de l'épisome d'*Echidna aculeata*, $\times \frac{2}{3}$.

Il. c., m. ilio-costalis; — *Ml.*, m. multifidus lumborum et dorsi; — *Tr. sp. c.*, m. transverso-spinalis capitis; — *Lg. ce.*, m. longissimus cervicis; — *Lg. c.*, m. longissimus capitis; — *Spl.*, m. splenius.

côte qui précède celle dont elles proviennent; par suite, de la onzième à la sixième côte, le muscle est formé uniquement de fibres intercostales unimétamériques. Toutes sont longitudinales et bien distinctes des faisceaux obliques de l'intercostalis externus sous-jacent. A partir de la sixième côte, réapparaissent des fibres longues qui naissent de cette côte et de la cinquième. Elles se terminent sur les côtes quatre à une et sur l'apophyse transverse C⁷. Cette insertion se fait par un tendon visible, dès la sixième côte, sur le bord externe du muscle.

La description de MAURER est à peu près identique à la nôtre.

Innervation. — Chaque faisceau reçoit le nerf dorsal externe de l'espace qui lui est immédiatement antérieur. MAURER a insisté sur cette innervation qui semble impliquer que tout le muscle a subi un déplacement d'un métamère du côté caudal.

Ornithorynchus. — Le muscle naît de la crête iliaque, s'élargit jusqu'à la dixième côte puis se rétrécit et se termine sur les trois premières côtes et l'apophyse transverse C⁷. Depuis son origine jusqu'au niveau de la septième côte, le muscle est traversé d'intersections tendineuses dont les trois postérieures ont glissé caudalement aux côtes, tandis que les autres se fixent aux côtes sur toute leur longueur. Une dernière inscription existe au niveau de la sixième côte, mais elle est localisée à la partie profonde du muscle. Le muscle est innervé par les nerfs dorsaux 16 à 3; il n'y a pas le recul qui existe chez *Echidna* (MAURER).

M. longissimus lumborum et dorsi.

Echidna. — Très atrophié ce muscle n'est représenté que par cinq grêles faisceaux qui se détachent de ceux des tendons d'origine du transverso-spinalis qui naissent des apophyses mamillaires des vertèbres S¹ L³⁻¹ et D¹⁵. Obliques en avant et en dehors, cachés sous l'ilio-costalis, ces faisceaux s'insèrent, les deux postérieurs sur les apophyses transverses de L²⁻¹, les trois antérieurs sur les extrémités des trois dernières côtes.

MIVART n'a pas vu ces faisceaux ou les a confondus avec le transverso-spinalis.

Ornithorynchus. — MECKEL écrit que le longissimus

est bien séparé de l'ilio-costalis et tout à fait soudé au transverso-spinalis. COUES dit seulement que le muscle va aux apophyses transverses des vertèbres dorsales. Ces renseignements sont insuffisants pour que nous puissions conclure si le longissimus de cet animal a un type analogue, ou non, à celui de l'échidné.

M. multifidus lumborum et dorsi.

Echidna. — Couché dans la gouttière entre les apophyses mamillaires et épineuses, ce muscle naît par autant de tendons du bord cranial de l'extrémité des apophyses mamillaires de S^1 , L^{3-1} D^{15-3} . Ces tendons donnent naissance à de nombreux faisceaux, les uns superficiels, qui sautent quatre à six vertèbres, les autres profonds, plus courts et plus charnus. Tous se terminent sur les apophyses épineuses des vertèbres lombaires et dorsales : les insertions sur L^{3-1} et D^{15} sont musculaires, celles sur D^{14-1} , tendineuses. En arrière, le muscle se continue directement avec le multifidus caudæ. En avant il s'amincit progressivement et s'arrête avec le tendon qui va à D^1 .

Ornithorynchus. — Il n'existe aucun renseignement sur ce muscle.

Mm. interspinales et intermamillares.

Echidna. — Les premiers existent tout le long du dos et des lombes ; les seconds ne vont que de S^1 à D^{15} .

§ 2. RÉGION CERVICALE. — *M. ilio-costalis cervicis.* — Ce muscle faisait défaut sur notre exemplaire et sur celui de MIVART ; celui que décrit MAURER est probablement notre longissimus cervicis, car il en a les attaches. Chez Ornithorynchus, COUES dit que ce muscle existe, bien indivi-

dualisé, et va par une aponévrose aux apophyses transverses C^{7-3} . OWEN le fait aller jusqu'à l'atlas. Cependant MECKEL nie son existence.

M. splenius.

Echidna. — Il s'attache sur le bord dorsal du septum nuchal, dans les trois quarts antérieurs du cou, par de courtes fibres tendineuses : le muscle, mince, oblique comme d'habitude, se termine sur la face supérieure du sus-occipital et du squamosal. En dedans, cette insertion atteint presque la ligne médiane. En dehors, la région mastoïdienne.

Ornithorynchus : même disposition (MECKEL).

Mm. longissimus cervicis et capitis.

Echidna. — Ces deux muscles sont bien séparés : le premier naît du sommet des apophyses mamillaires D^{6-3} par quatre tendons, et D^{2-1} par deux petits faisceaux charnus. Il se termine, par six tendons, sur les apophyses transverses C^{7-2} . Le longissimus capitis naît des apophyses transverses C^{7-3} par cinq faisceaux qui adhèrent à la face interne du muscle précédent. Ils vont former un corps aplati qui glisse le long du bord externe du splenius et se termine par un court tendon sur la région mastoïdienne du temporal. La description de MIVART est à peu près identique à la nôtre ; de même pour celle que donne MAURER du longissimus cervicis qu'il appelle ilio-costalis cervicis.

Ornithorynchus. — MECKEL et COUES donnent une description à peu près analogue, mais ils isolent moins nettement les deux muscles l'un de l'autre.

Mm. intertransversarii dorsales cervicis.

Echidna. — Ils existent de C^1 à C^2 . Les postérieurs

sont mal séparables des origines du longissimus capitis. Le premier, qui va de l'apophyse transverse C^1 à C^2 , est très gros et uni, sur presque tout son parcours, à l'obliquus caudalis.

M. transverso-spinalis capitis.

Echidna. — Il y a deux faisceaux tout à fait séparés. Le premier (complexus?) naît des apophyses articulaires et de la base des apophyses épineuses D^1C^{7-3} et un peu C^2 . Il forme un gros muscle qui va directement en avant et se termine, tendineux, dans les $2/3$ externes de la large fosse du sus-occipital. Le second (biventer?) longe la ligne médiane au-dessus du précédent. Il prend son origine sur le septum nuchal, au niveau des vertèbres C^{4-2} et se termine, par un court tendon, sur le tiers interne de la fosse du sus-occipital. L'un et l'autre de ces muscles sont dépourvus d'intersections tendineuses.

Ornithorynchus. — MECKEL dit que les deux muscles sont séparés et sans intersections.

Sous ce muscle, il n'y a pas de multifidus cervicis, mais seulement les muscles courts.

Mm. interspinales.

Ce sont de petits muscles pairs, allant de C^5 à C^2 . Ils s'arrêtent donc à la partie déclive de la courbure cervicale.

Mm. suboccipitales.

Echidna. — Ils ne sont que trois. Le *rectus capitis dorsalis major* et l'*obliquus capitis caudalis* ont leur disposition habituelle.

Le *rectus capitis dorsalis minor* naît de tout l'arc dorsal de l'atlas, jusqu'à la racine de la courte apophyse transverse. Ses fibres, parallèles, vont à l'occipital et un peu

au temporal. Il est donc probable que ce muscle représente aussi l'obliquus capitis cranialis. Cependant MIVART décrit ce dernier comme indépendant.

Innervation. — Le premier nerf dorsal arrive à la face profonde du rectus minor et s'y distribue sans le traverser. L'obliquus caudalis est innervé par la branche interne du troisième nerf, qui contourne son bord latéral, puis se termine dans le transverso-spinalis capitis.

Ornithorynchus. — D'après MECKEL, le rectus minor aurait la large origine de l'échidné, le rectus major viendrait des apophyses épineuses C⁴⁻². L'auteur ne dit pas si l'obliquus cranialis fait défaut.

§ 3. RÉGION CAUDALE. — *M. longissimus caudæ.*

Echidna. — Il naît de la face dorsale de l'ilion et des apophyses transverses sacrées. Il se continue, charnu, jusqu'au bout de la queue, cheminant dans la large gouttière entre les apophyses mamillaires et les transverses. Ses faisceaux naissent des premières et vont, par de courts tendons, aux secondes.

Ornithorynchus. — MECKEL décrit à ce muscle des faisceaux pour les apophyses épineuses dont nous ne voyons pas la signification; l'auteur aura probablement pris pour tels les faisceaux allant aux apophyses mamillaires.

Mm. intertransversarii caudæ.

Echidna. — On peut isoler, un peu artificiellement, ces muscles aux dépens du précédent. Un faisceau antérieur, allant de l'ilion aux apophyses transverses des deux premières caudales, forme un abductor dorsalis caudæ.

M. multifidus caudæ.

Echidna. — C'est la suite directe de celui du dos. Il se

rétrécit rapidement, comme la gouttière qui le loge, et disparaît au dernier tiers de la queue. Ses faisceaux vont des apophyses mamillaires aux apophyses épineuses et sont en partie tendineux ; les plus superficiels ont cinq à six vertèbres de long.

Ornithorynchus. — COUES décrit ce muscle comme la suite du longissimus ; MECKEL a vu qu'il appartenait au transverso-spinalis.

Mm. intermamillares caudæ.

Echidna. — Ces muscles sont assez nets, mais font visiblement partie du transverso-spinalis sous-jacent. COUES les a vus chez l'ornithorynque.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

Le caractère le plus saillant de cette musculature est, au dos, l'absence presque totale du longissimus. Il est à remarquer qu'elle coïncide avec la suppression des apophyses transverses. Ce double fait est exceptionnel parmi les tétrapodes et nous ne pouvons dire à quelle cause il faut l'attribuer. En tous cas, ce n'est pas un caractère primitif, c'est, au contraire, le résultat d'une adaptation très particulière dont seule une connaissance approfondie de la physiologie de l'animal nous donnerait la clef.

Par contre, un caractère reptilien unique parmi les mammifères est la présence, sur l'ilio-costalis de l'ornithorynque, d'intersections aponévrotiques correspondant aux côtes. Chez l'échidné, le muscle, malgré sa largeur et la présence de fibres intercostales courtes, est plus voisin de celui des autres mammifères, comme l'indique son origine épineuse si différente de l'attache iliaque constante chez les reptiles. Notons encore, au dos, la

simplicité de structure du transverso-spinalis, tout à fait analogue à celle de l'articulo-spinalis des reptiles. Ni le semi-spinalis, ni le spinalis ne se sont différenciés.

Le cou ne présente que peu de faits dignes d'être retenus : l'absence du splenius colli est une chose banale ; celle du transverso-spinalis cervicis et de l'obliquus superior ont déjà été observées en dehors des monotrèmes (Chlamyphorus). La région caudale est identique à celle des autres mammifères, quoique douée d'une richesse musculaire très accusée.

Dans l'ensemble, la musculature de l'épisome des monotrèmes est donc une musculature de mammifère, mais elle présente, au dos, une architecture très simple que l'on peut considérer soit comme la persistance de certains caractères primitifs, soit comme le résultat d'une régression accentuée, soit plus probablement comme un mélange des deux.

ARTICLE III. — CHIROPTERA

I. — ÉTUDE DU SQUELETTE

La diminution ou la réduction de la plupart des apophyses d'insertion, sauf au cou, caractérise la colonne des Cheiroptères.

Les *vertèbres cervicales* sont remarquablement larges, beaucoup plus que toutes les autres et leurs apophyses transverses sont bien développées. C⁷ a une apophyse épineuse. C⁶⁻³ en sont dépourvus. L'axis a aussi une large épine, quoique MECKEL dise le contraire.

Les *vertèbres dorsales* sont au nombre de treize chez Pteropus, de onze chez Vespertilio. La vertèbre diaphragmatique est l'antépénultième. Les vertèbres prédiaphrag-

matiques sont dépourvues d'apophyses épineuses, ou celles-ci ne sont indiquées que par une très faible saillie. D' aurait cependant une apophyse épineuse chez quelques espèces (CUVIER). Les apophyses transverses ont de petits tubercules, suite des apophyses mamillaires. Les vertèbres postdiaphragmatiques comprennent, chez *Pteropus* et *Vespertilio*, les cinq *lombaires* et les deux dernières dorsales. Leurs apophyses épineuses sont carrées et basses, en légère antéversion. Leurs apophyses transverses sont extrêmement réduites. Elles ont des apophyses mamillaires assez nettes et, surtout les premières, des apophyses styloïdes.

Le *sacrum*, fait d'un nombre variable de vertèbres, parfois soudées à quelques caudales, est muni d'une crête épineuse bien développée et destinée aux *glutæi* et au *transverso-spinalis caudæ*.

Vue d'ensemble. — La colonne thoraco-lombaire présente une forte courbure à concavité ventrale. Le sommet de cette courbure correspond à la vertèbre diaphragmatique. Au niveau des deux dernières lombaires, MAISON-NEUVE signale, chez le murin, une faible courbure en sens inverse que nous n'avons pas retrouvée.

La colonne cervicale forme avec la dorsale une courbure à convexité antérieure dont le sommet répond à C⁶. Faible chez les *Pteropodidæ*, celle-ci est toujours forte chez les *Microchiroptera*. Au niveau de C² et C¹, la colonne revient brusquement en avant; cette disposition est nécessaire pour permettre à la tête de regarder du côté ventral en raison de l'attitude verticale des cheiroptères. On sait en effet que, chez ceux-ci, le plan des condyles occipitaux est orienté comme chez les quadrupèdes et non comme chez l'homme (M. WEBER). Cette

double courbure cervicale a pour effet de réduire considérablement la longueur du cou et de créer dans la nuque une vaste dépression qu'occupe, outre les muscles, le gros amas de la glande hivernale.

De l'apophyse épineuse C⁷ à l'axis et à l'occipital court, sur la ligne médiane, un ligament nuchal qui reste indépendant des vertèbres intermédiaires. Son origine est reliée à l'angle de la première côte par un solide tractus fibreux.

II. — ÉTUDE DES MUSCLES

La littérature anatomique est très pauvre de travaux sur les muscles spinaux des cheiroptères. MAISONNEUVE les étudie dans sa monographie du *Vespertilio murinus*. MACALISTER a disséqué dix-neuf espèces diverses, mais n'a pas insisté beaucoup sur les muscles de l'épisome. MECKEL ne donne sur ceux-ci que quelques renseignements. A cela se bornent toutes les données.

Nos dissections portent sur trois genres, des deux derniers desquels nous avons étudié un grand nombre d'individus.

<i>Famille des Pteropodidæ</i>	<i>Pteropus</i> sp.
— <i>Vespertilionidæ</i>	<i>Vespertilio</i> sp.
—	<i>Vesperugo</i> sp.

§ I. RÉGION THORACO-LOMBAIRE. — *Mm. erector spinæ et longissimus dorsi*.

Pteropus. — Cet ensemble forme un corps musculaire peu épais qui s'étend de l'ilion à la partie craniale du thorax. L'origine a lieu sur le bord antérieur de l'ilion, la cloison de séparation d'avec les fessiers et, par un tendon très mince, sur les apophyses épineuses du

sacrum et des dernières lombaires. La terminaison se fait : aux lombes, par cinq faisceaux charnus sur les petites apophyses transverses et cinq tendons sur les apophyses styloïdes ; au dos : par de gros tendons pour les angles très saillants des côtes et par des faisceaux profonds pour les apophyses transverses. Le long de son bord interne, le muscle est renforcé par des tendons venus des apophyses mamillaires des vertèbres postdiaphragmatiques, puis par des tractus très grêles, des apophyses articulaires antérieures des quatre ou cinq vertèbres en avant de D¹¹.

Cet ensemble ne correspond probablement qu'au longissimus. L'ilio-costalis ferait donc défaut. Il ne nous paraît pas qu'il soit représenté par les faisceaux costaux, car ceux-ci viennent essentiellement des tendons de renforcement mamillaires.

Variations. — Chez *Vespertilio* et *Vesperugo*, les deux muscles, droit et gauche, divergent en dehors à partir de la cinquième dorsale (fig. 34). Comme, à ce niveau, le transverso-spinalis fait défaut, la face dorsale des cinq premières vertèbres est en contact avec la grosse masse adipeuse qui remplit le creux de la nuque. Chez *V. murinus*, MAISONNEUVE décrit un ilio-costalis et un longissimus séparés au niveau du thorax. Cependant, sur aucun des nombreux individus que nous avons disséqués, nous n'avons pu vérifier sa description. D'une façon générale, chez tous les Chiroptera, l'*erector spinæ* est remarquable par son faible volume. De plus, sa portion lombaire est extrêmement longue chez les Microchiroptera.

M. multifidus lumborum et dorsi.

Pteropus. — Le muscle a le type général des mammi-fères, mais il n'est fort qu'à la partie postérieure des

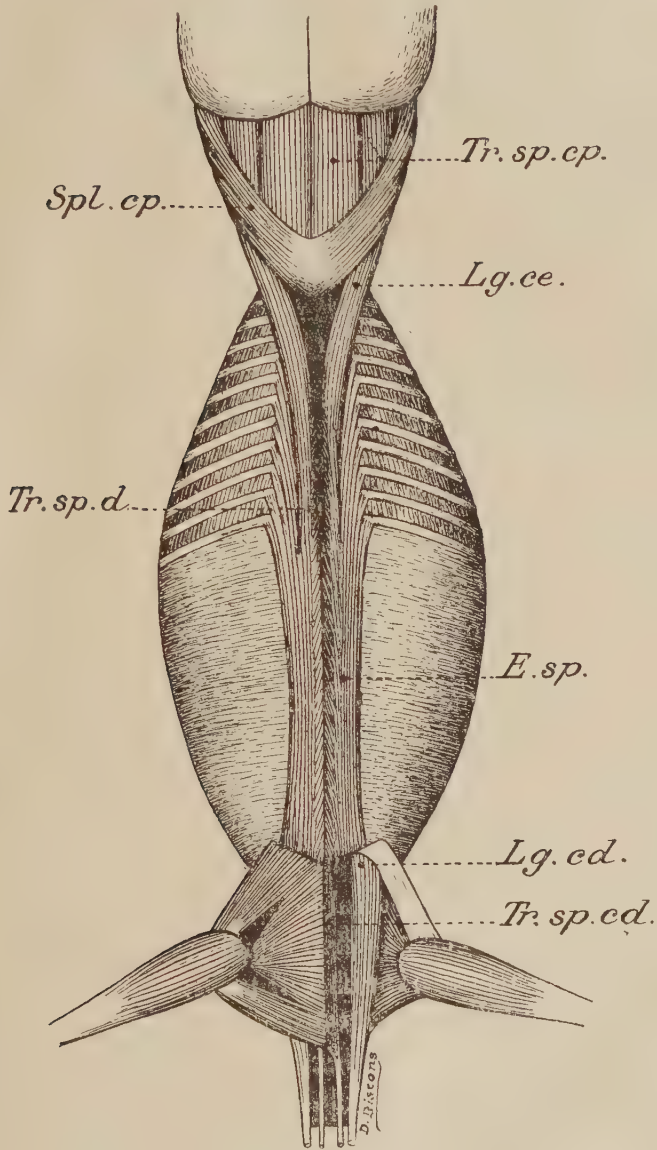


Fig. 34. — Vue dorsale de *Vespertilio* sp., $\times 3$.

Tr. sp. cp., m. transverso-spinalis capitis; — *Spl. cp.*, m. splenius capitis; — *Lg. ce.*, m. longissimus cervicis; — *Tr. sp. d.*, m. transverso-spinalis dorsi; — *E. sp.*, m. erector spinæ; — *Lg. cd.*, m. longissimus caudæ; — *Tr. sp. cd.*, m. transverso-spinalis caudæ.

lombes. Plus haut, il devient très grêle et est à peine indiqué sur les premières dorsales. Les faisceaux les plus longs ne sautent guère plus de trois à quatre vertèbres. L'élément tendineux est très restreint.

Variations. — Chez *Vespertilio*, le multifidus disparaît au niveau de D⁶. MAISONNEUVE insiste sur sa faiblesse chez le murin. Pour Macalister, il serait même tout à fait soudé à l'*erector spinæ* chez *Noctula*.

Mm. intermamillares.

Ces muscles ne sont visibles qu'aux lombes et très petits.

§ 2. RÉGION CERVICALE. — *M. splenius*.

Pteropus. — Le *splenius capitis* naît, par une aponévrose, de l'apophyse épineuse C⁷ et de la moitié postérieure du ligament nuchal; par l'intermédiaire de celui-ci, il semble donc venir, en partie, de la première côte. Très oblique en dehors, il se termine sur la partie externe de la ligne courbe occipitale, derrière l'oreille. Le *splenius colli* naît de l'apophyse épineuse C⁷ sous le précédent; il va à l'apophyse transverse de l'atlas.

Variations. — Même disposition chez *Vespertilio*; chez *Vesperugo*, le *splenius colli* faisait défaut. De même chez le murin (MAISONNEUVE). MACALISTER dit cependant que ce faisceau existe chez tous les cheiroptères sauf *Pteropus*, et va aux deux ou trois premières apophyses transverses. Chez *Megaderma*, cet auteur décrit, sous le nom de rhombo-atloïdien, un muscle qui est le *splenius colli*. Dans l'ensemble, on voit que : 1° le *splenius colli* est extrêmement variable comme fréquence; 2° le *splenius capitis* est surtout rotateur de la tête.

Mm. longissimus cervicis et capitis.

Pteropus. — Ces muscles sont représentés par deux groupes de faisceaux. D'abord quelques fibres, suite de l'erector spinæ, qui unissent les apophyses transverses de D¹ et C⁷⁻⁸ entre elles. Puis un faisceau mieux différencié qui va des apophyses transverses C⁶⁻³ au sommet de l'apophyse transverse de l'atlas.

Variations — *Vespertilio* et *Vesperugo* ont un longissimus cervicis qui va des cinq à six premières apophyses transverses dorsales aux deux à trois dernières cervicales. *Vesperugo* a, en plus, un longissimus capitis allant des apophyses transverses D¹ C⁷⁻⁶ à l'apophyse mastoïde. MAISONNEUVE a vu les deux muscles sur le murin, mais appelé, à tort, le premier : intertransversaire du cou. MACALISTER n'est pas explicite à ce sujet.

Nous n'avons pu discerner d'*intertransversarii dorsales cervicis*.

M. transverso-spinalis capitis.

Pteropus. — Il naît, par trois forts tendons, des apophyses articulaires antérieures D³⁻¹ et par cinq faisceaux, mi-charnus, mi-tendineux, de celles de C⁷⁻³. Le gros muscle qui en résulte va à la moitié interne de la ligne courbe occipitale.

Variations. — Chez *Vespertilio*, un léger interstice isole le muscle en deux parties secondaires, dont l'externe naît des apophyses articulaires C⁷⁻², l'interne des lames de C⁷⁻⁶. De même chez *Vesperugo*, où le faisceau externe a une intersection tendineuse, l'interne deux. Même disposition chez *V. murinus* (MAISONNEUVE). Pour MECKEL, les intersections sont constantes. MACALISTER les trouve chez *Megaderma* et *Pteropus*, pas chez *Vampyrops*. Il

existe donc à ce sujet de grandes variations selon les espèces.

M. multifidus cervicis.

Pteropus. — C'est la suite du multifidus dorsi, mais il est beaucoup plus épais et va, comme d'habitude, jusqu'à l'axis. Sous lui on peut isoler, avec quelques difficultés, des muscles qui ne sont qu'*interneuraux*, puisque la majorité des vertèbres cervicales est dépourvue d'apophyses épineuses.

Vespertilio et Vesperugo. — Ce muscle, qui débute à D', est séparé du multifidus dorsi par un intervalle où les muscles de l'épisme font défaut.

Mm. suboccipitales.

Chez *Pteropus*, les quatre muscles existent et sont très puissants, rappelant ceux des carnivores. Même, le *rectus capitis dorsalis major* montre une tendance à se dédoubler en un faisceau superficiel et un profond.

Ces muscles sont relativement moins volumineux chez les *Microchiroptera*.

§ 3. RÉGION CAUDALE — *M. longissimus caudæ.*

Vespertilio. — Il naît en grande partie de l'ilion et du sacrum; quelques fibres se continuent avec le *longissimus lumborum*. La majorité du muscle est cachée sous les *glutæi*. Le corps musculaire dépasse à peine le bassin (fig. 34) et donne de nombreux tendons qui vont aux faces dorsales des vertèbres caudales. Sous ce muscle MAISONNEUVE décrit des *intertransversarii caudæ* qui nous ont semblé être ventraux.

M. multifidus caudæ.

Couché sur le sacrum dont la crête lui donne nais-

sance, ce muscle atteint presque, en avant, le multifidus lumborum.

Toute sa partie charnue est recouverte par les glutæi; seuls, ses tendons se prolongent dans la queue.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

Le changement des conditions habituelles de statique chez les Chiroptera semble plutôt avoir influé sur le

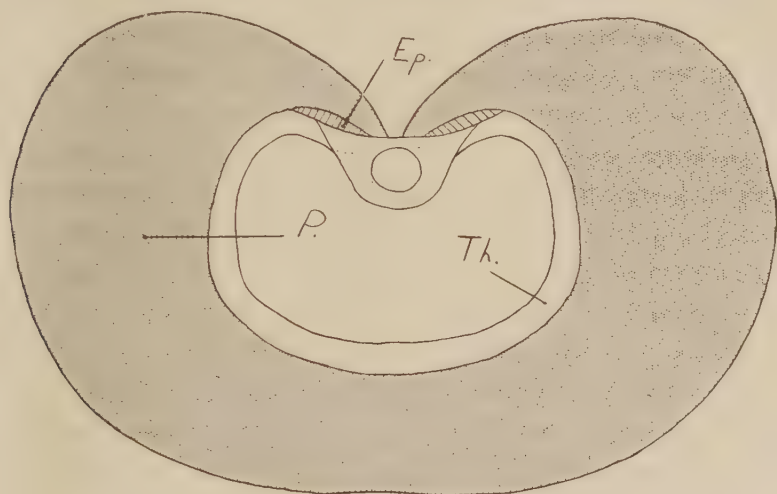


Fig. 35. — Coupe transversale de *Vesperugo* sp., au niveau de la 4^e dorsale, schématisée, $\times 3$.

Ep., masse de l'épîsôme; — *P.*, muscles de la racine du membre antérieur (en grisé); — *Th.*, cage thoracique.

volume des muscles spinaux qu'avoir modifié leur disposition. C'est ainsi que nous devons noter la gracilité de l'erector spinæ et du longissimus dorsi (fig. 35). Cette faiblesse est d'autant plus remarquable que la colonne lombaire est très longue et, qu'habituellement, cela coïncide avec un très grand développement de l'erector spinæ. A cela il faut encore ajouter l'absence du spinalis

et du semi-spinalis, l'absence de l'ilio-costalis, bref, la disparition des systèmes qui, en dedans et en dehors, aident le longissimus à consolider le train antérieur. Toutes ces dispositions sont probablement en rapport avec le fait que le thorax est essentiellement soutenu par les membres antérieurs et que le support pelvien ne joue plus de rôle que lors de la suspension de l'animal par les pattes postérieures ; ce rôle est donc bien effacé. Enfin on remarquera la réduction extrême, ou même l'absence, du multifidus dans la partie supérieure du dos. Il faut en conclure que les mouvements de rotation ont disparu à ce niveau dans le tronc des Chiroptera.

Au cou, on observe, au contraire, des muscles en général bien développés. C'est que, en raison de la courbure cervicale, ceux-ci ont à soutenir la tête et, de plus, à la mouvoir et à lui assurer plus de force. Aussi est-ce principalement le système extenseur et rétracteur de la tête qui a pris le plus de volume : le transverso-spinalis capitis est énorme, surtout quand on le compare aux muscles du dos. Les muscles suboccipitales sont aussi très développés, principalement chez les Megachiroptera ; peut-être ce dernier fait tient-il au plus grand poids de leur tête ; probablement aussi à ce que ces animaux, frugivores, ont plus d'efforts à fournir pour arracher un morceau d'un fruit que n'en ont les Microchiroptera qui, d'un seul coup, avalent l'insecte qu'ils poursuivent. La tête est susceptible de rotation comme le montre la direction oblique du splenius, mais l'inconstance du splenius colli et la faiblesse du longissimus cervicis indiquent que cette rotation ne doit pas être prononcée.

A la queue, il n'y a guère à signaler que la condensa-

tion de toute la partie charnue des muscles sur le bassin, chose exceptionnelle pour le multifidus caudæ.

ARTICLE IV. — CETACEA ET SIRENIA

Malgré leur position systématique nettement différente, nous réunissons dans une même étude ces deux groupes en raison de leur adaptation convergente. Les quelques renseignements que nous avons sur la myologie de l'épisome des seconds, montrent en effet qu'elle tend à évoluer dans le même sens que celle des premiers.

I. — ÉTUDE DU SQUELETTE

La colonne vertébrale des Cétacés présente un aspect tout à fait différent de celle des autres mammifères. Vu l'absence de bassin, on ne lui reconnaît que quatre régions : cervicale, thoracique, lombaire et caudale.

Région cervicale. — Ses vertèbres sont parfois toutes libres (Balænopteridæ). Chez d'autres, les deux premières sont soudées (Mesoplodon) ou encore la fusion s'étend à tout le cou et peut gagner la première thoracique (Hyperoodon), et même la seconde (Delphinus delphis). La disposition des apophyses varie naturellement suivant ces différents cas. C'est ainsi que, chez Tursiops, l'atlas et l'axis portent une seule apophyse épineuse moyennement développée. En arrière d'eux, les arcs neuraux C³⁻⁶ ne sont pas développés dorsalement. Les deux petites apophyses en rétroversion que porte encore la masse osseuse, appartiennent en réalité à D¹ et D². Chez Balænoptera rostralis, à pièces libres, toutes les vertèbres ont une petite apophyse épineuse ; seule, celle

de l'axis est plus grande. Les apophyses transverses sont aussi variables. Chez le dauphin, celle de l'atlas est énorme, très large, celle de l'axis moins grande. Derrière elle, viennent les corps soudés de C^{3-7} , dépourvus de toute saillie, puis deux apophyses transverses nettes appartenant à D^1 et D^2 . Chez tous les cétacés, l'apophyse transverse de l'atlas, soudée ou non, se fait remarquer par son volume.

Région thoracique. — Le nombre de ses vertèbres est variable (Balænoptera : onze ; Tursiops : quinze). Leur corps est assez large, mais court dans le sens cranio-caudal. Nous avons vu que la première ou les deux premières pouvaient être soudées à la masse cervicale. Les apophyses épineuses sont aplaties transversalement et très longues, ce dernier caractère augmentant d'avant en arrière. Les deux ou trois premières sont parfois verticales, parfois en rétroversion. Celle-ci augmente progressivement pour les vertèbres suivantes, sans devenir jamais excessive. Les apophyses transverses des premières dorsales sont assez courtes ; elles se détachent des arcs neuraux. Vers la partie postérieure du thorax, elles s'allongent et leur point d'origine s'abaisse progressivement, si bien que, sur la dernière dorsale, elles naissent du corps même de la vertèbre. Chez Tursiops, cette descente commence à D^{10} et est complète à D^{18} . Chez les Mystacoceti, les côtes ne s'articulent qu'avec ces apophyses transverses ; tout au plus parfois, les plus antérieures ont-elles quelque lâche union avec les corps vertébraux. Chez les Odontoceti, les côtes antérieures et moyennes sont d'habitude articulées avec les corps par leur tête, et avec les apophyses transverses par leur tubérosité ; les côtes postérieures ne s'unissent plus

qu'aux apophyses transverses. GERSTAECKER, se basant sur la disposition un peu spéciale du système transverse chez *Hyperoodon rostratus*, a prétendu que les apophyses transverses des vertèbres antérieures, qui naissent des arcs neuraux, auraient une toute autre valeur que celles des vertèbres postérieures qui naissent des corps vertébraux. Les premières seraient des diapophyses d'OWEN (épapophyses de BAUR), les secondes des parapophyses (diapophyses de BAUR). Cette opinion ne concorde pas avec tous les cas où la transition de l'une à l'autre est insensible, et qui plaident plutôt pour un abaissement progressif du septum horizontal, consécutif à l'accroissement énorme de la musculature de l'épisome chez les cétacés.

Les apophyses articulaires postérieures sont de simples facettes logées sur la face externe de l'arc neural. En général, elles disparaissent dès la moitié du thorax ; chez le dauphin cependant, elles se poursuivent sur tout celui-ci. Les apophyses articulaires antérieures se prolongent en dehors en une saillie, l'apophyse mamillaire, toujours assez bien indiquée. Celle-ci apparaît dès le début de la région thoracique où elle repose sur la base de l'apophyse transverse. A mesure que l'apophyse transverse émigre vers le corps vertébral, l'apophyse mamillaire émigre en sens contraire et remonte le long de l'arc neural. A la fin du dos, elle a atteint, en général, la base de l'apophyse épineuse. STANNIUS, et, à sa suite, plusieurs auteurs, ont appelé cette saillie apophyse accessoire ; il est cependant visible que c'est une apophyse mamillaire ; nous verrons qu'elle donne naissance aux muscles caractéristiques de celle-ci.

Région lombaire. — Ces vertèbres sont tantôt plus,

tantôt moins nombreuses que les thoraciques ; elles gardent les mêmes apophyses, mais avec des dimensions encore exagérées. Les apophyses épineuses, toujours légèrement rétroversées, sont devenues extrêmement hautes. Les apophyses transverses, qui naissent maintenant du milieu du corps vertébral, sont plates et aussi longues que les apophyses épineuses ; elles se dirigent à peu près horizontalement en dehors. Les apophyses mamillaires forment une saillie obtuse, oblique en avant et en dehors ; la facette qui constitue l'apophyse articulaire antérieure ayant en général disparu, les apophyses mamillaires sont maintenant autonomes. Au début des lombes, elles se détachent de la base des apophyses épineuses, mais elles continuent le mouvement ascendant qu'elles avaient au dos, et arrivent progressivement à mi-hauteur de ces apophyses. Ni au dos, ni aux lombes, il n'y a d'apophyses styloïdes.

Région caudale. — Elle ne se distingue de la précédente que par la présence d'os en chevrons. Les apophyses épineuses, transverses et mamillaires, sont encore volumineuses en avant, puis elles diminuent rapidement au niveau du pédicule et font défaut dans les dernières vertèbres. Celles-ci, qui forment le squelette de la nageoire caudale, sont réduites à leur corps ; il n'est pas rare que ces corps s'élargissent au début de la nageoire.

Vue d'ensemble. — Très différente de celle de tous les autres mammifères, la colonne vertébrale ne décrit qu'une seule courbure à concavité ventrale, plus fortement accusée chez les espèces de petite taille comme le dauphin. Le point culminant est situé à la partie antérieure de la région lombaire. L'augmentation progressive de taille des apophyses épineuses, depuis la première dor-

sale jusqu'en ce lieu, paraît augmenter encore la voussure.

La face latérale de ces apophyses forme, avec la face dorsale des apophyses transverses, une énorme gouttière vertébrale où se logent presque tous les muscles dorso-spinaux. Cette gouttière est particulièrement large au dos, où toute la partie initiale des côtes prolonge en dehors son plancher.

Elle est subdivisée en deux parties par la ligne des apophyses mamillaires : or, nous avons vu que ces apophyses naissent de la base des transverses dans le tiers antérieur du dos et que l'ensemble se détachait du pédicule des arcs neuraux. Plus loin, les deux saillies se séparent et divergent : la ligne des apophyses transverses descend vers le milieu des corps vertébraux, celle des apophyses mamillaires monte vers le milieu des apophyses épineuses. La gouttière qui s'étend entre elles s'agrandit donc progressivement d'avant en arrière et devient énorme : ce fait correspondra à ce que nous verrons bientôt du longissimus des cétacés. Au contraire, l'espace réservé au transverso-spinalis, compris entre les apophyses mamillaires et le sommet des apophyses épineuses, diminue dans le même sens puisque les apophyses mamillaires se rapprochent de plus en plus de ce sommet.

Chez les *Sirenia*, la colonne vertébrale a un type beaucoup moins éloigné de celui des mammifères terrestres. Les vertèbres cervicales (six chez *Manatus*) ne sont pas soudées. Les vertèbres thoraciques et lombaires sont munies d'apophyses articulaires et leurs apophyses épineuses sont moins hautes que chez les cétacés. La portion dorsale (dix-sept à vingt vertèbres) est beaucoup plus étendue que la lombaire (deux à cinq vertèbres). MURIE a fait remarquer que cette colonne était relativement

rigide, vu la réduction extrême des cartilages intervertébraux. Le ligament interépineux, fait de substance élastique, serait extraordinairement épais.

II. — ÉTUDE DES MUSCLES

Il existe sur ce sujet un assez grand nombre de descriptions dont quelques-unes sont bien détaillées au point de vue des muscles dorsaux.

C'est pour les Odontoceti que les renseignements sont les plus nombreux. La description de Cuvier semble se rapporter à un dauphin; celle d'OWEN repose sur cet animal; de même celle de MECKEL qui étudie en outre le monodon. RAPP, et surtout STANNIUS, ont étudié en détail les muscles du marsouin. MURIE, ceux de Globiocephalus. Le travail de ce dernier sur Lagenorhynchus et celui de MACALISTER sur Globiocephalus ne contiennent que peu de données pour notre sujet. Le mémoire récent de VON SCHULTE et de FOREST-SMITH expose avec une grande précision la myologie de Kogia breviceps, et c'est le seul qui tienne compte de l'innervation.

Pour les Mystacoceti, nous ne connaissons que deux études : l'une de CARTE et MACALISTER sur Balænoptera rostralis; l'autre, particulièrement détaillée, de VON SCHULTE sur Balaenoptera borealis.

La myologie des Sirenia est beaucoup moins connue. Il n'existe en effet que les deux courtes descriptions de STANNIUS et de MURIE sur Manatus.

Nous avons personnellement disséqué un fœtus de :

Famille des Delphinidæ... Tursiops tursio.

Tous les muscles de l'épisome forment, chez les cétacés, une énorme masse qui repose sur les apophyses trans-

verses et de plus, au dos, sur la partie des côtes située en dedans de l'angle. En outre, à ce niveau, une large lame musculaire déborde en dehors et descend très bas sur la face externe des côtes, le long de la paroi latérale du thorax. Une forte aponévrose recouvre le tout, depuis la queue jusqu'à la partie moyenne du dos. Sous celle-ci les muscles se montrent très unis entre eux de telle sorte qu'il est très difficile de saisir la séparation entre les divers groupes. Aussi verra-t-on que les descriptions sont extrêmement différentes selon les auteurs. Celle que nous proposons, et qui est surtout basée sur l'innervation et les relations des muscles avec le squelette, est très éloignée de celles de la plupart de nos devanciers.

Le tableau suivant énumère les muscles de l'épisome des Cetacea ; on remarquera que nous n'avons pas séparé ceux-ci par régions, une telle division étant impossible chez ces animaux. Au cours de notre étude, nous n'envisagerons pas l'action de chaque muscle, les données nous manquant pour préciser celle-ci.

<i>Système de l'ilio-costalis.</i>	. . .	M. ilio-costalis.
<i>Système du longissimus</i>		M. longissimus.
—	—	M. splenius.
—	—	Mm. intertransversarii dorsales.
<i>Système du transverso-spinalis.</i>		M. transverso-spinalis caudæ et lumborum.
—	—	M. spinalis dorsi et cervicis.
—	—	M. multifidus dorsi et cervicis.
—	—	Mm. interspinales.
—	—	Mm. intermamillares.
—	—	M. transverso-spinalis capitis.
—	—	Mm. suboccipitales.
—	—	M. rectus capitis dorsalis.
—	—	M. obliquus cranialis.

a) *Système de l'ilio-costalis. — M. ilio-costalis.*

Tursiops. — Dans la région caudale, c'est un étroit ruban longitudinal logé sur le flanc des vertèbres, puis, quand apparaissent les apophyses transverses, sur le sommet de celles-ci. Aux lombes, il abandonne la face dorsale de ces apophyses pour se placer latéralement à leurs sommets qu'il longe. Au niveau du thorax, le muscle s'élargit énormément et forme une mince, mais vaste couche qui recouvre la face externe des côtes, depuis leur angle dorsal en haut jusqu'à l'origine de leur tiers inférieur, où il rencontre les attaches de l'obliquus externus, en bas. A partir de la quatrième côte, le muscle se rétrécit et, au niveau de la première, est réduit à un étroit, mais épais faisceau charnu qui s'unit intimement à la terminaison du longissimus, et s'insère sur l'exoccipital (fig. 36).

Le bord médial du muscle est séparé dans toute son étendue, sauf au cou, du longissimus par un épais septum appelé par VON SCHULTE : septum latéral. Le bord latéral du muscle est séparé, à la queue et aux lombes, des muscles hyposomatiques par un autre septum, qui se fixe sur le sommet des apophyses transverses : le septum horizontal. Enfin, toute la face superficielle du muscle est recouverte d'une aponévrose, très dense à la queue et aux lombes, moins épaisse au dos ; dans cette dernière région, elle donne attache aux muscles latissimus dorsi et rhomboïdeus vertebralis.

Le muscle lui-même est composé de fibres analogues par leur trajet à celles de l'ilio-costalis dorsi des autres mammifères. Elles naissent des apophyses transverses, ou, au dos, des côtes et, après un certain trajet dans le corps du muscle, se terminent sur une apophyse transverse

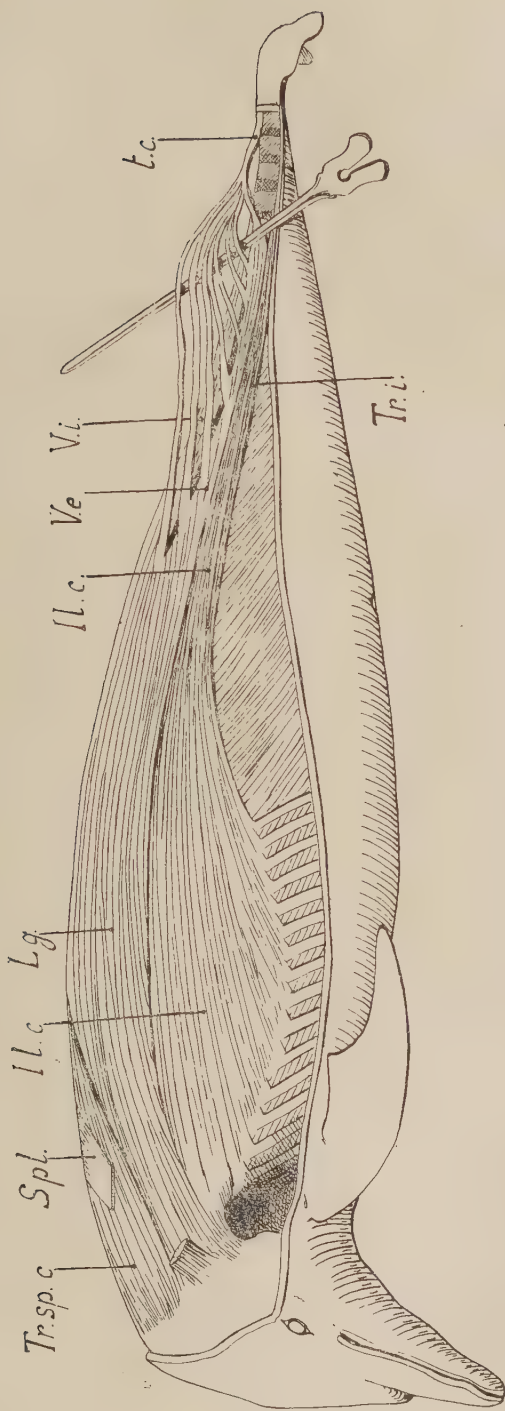


Fig. 36. — Vue latérale de l'épisme de *Tursiops tursio*.

Tr. sp. c., m. transverso-spinalis capitis ; — *Spl.*, m. splenius, coupé dans sa partie moyenne ; — *Il. c.*, m. ilio-costalis ; — *Lg.*, m. longissimus dont l'extrémité postérieure naît par deux ventres, l'un interne, *V. i.*, d'origine mamillaire, l'autre externe, *V. e.* ; ce dernier est formé par 8 tendons qui naissent du gros tendon *t. c.*, provenant de la nageoire caudale ; — *Tr. i.*, m. transverso-inferior (hyposome).

L'aponévrose de recouvrement du longissimus n'est pas figurée et, par erreur, l'épanouissement du tendon caudal en ses 8 branches n'est pas représenté d'une manière exacte ; pour ce dernier point, se reporter à la figure 37.

ou une côte située cinq à dix espaces en avant de leur point d'origine. Les fibres étant obliques en avant et en dehors, le point de terminaison est, d'une façon constante, plus externe que le point d'origine, disposition bien apparente au thorax. Les fibres les plus postérieures proviennent, par de fins tendons, des flancs des dernières caudales. Les fibres les plus antérieures vont directement de la première côte au crâne, sans entrer en relation avec le complexe cervical.

Variations. — Les descriptions se rapportant aux Odonotoceti sont toutes analogues à la nôtre. Chez Balænoptera, seul Mystacoceti étudié, la portion thoracique du muscle est remarquablement étroite, gardant le même diamètre que la portion lombaire. Chez *B. rostrata*, le muscle aboutit à la tête. Chez *B. borealis*, von SCHULTE le fait terminer sur l'apophyse transverse de l'axis. Mais cet auteur décrit ensuite un muscle qui naîtrait des quatre premières côtes et des dernières apophyses transverses cervicales, en dedans des faisceaux de terminaison du précédent, et aboutirait en avant au squamosal¹. Le nom de trachelo-mastoïdeus qu'il donne à ce muscle fait penser qu'il le rattache au longissimus. Mais nous remarquerons que : 1° ce muscle est séparé du longissimus par un fort septum qui fait suite au septum latéral ; au contraire il n'est séparé de l'ilio-costalis que par du tissu conjonctif lâche ; 2° le longissimus se continue, indépendamment de ce muscle, jusqu'au crâne ; 3° si ce muscle était la suite du longissimus, ses origines vertébro-costales devraient être médiales par rapport aux faisceaux de terminaison

1. Il semble que ce soit la même formation que CARTE et MACALISTER, sur *B. rostrata*, appellent trachelo-mastoïdeus, quoique les origines ne soient pas tout à fait identiques.

de ce dernier ; or elles sont latérales à ceux-ci, mais médiales aux faisceaux de terminaison de l'ilio-costalis. En conséquence nous considérerons ce muscle comme un ilio-costalis capitis et, par suite, nous pouvons dire que, chez tous les cétacés et disséqués jusqu'ici, le système de l'ilio-costalis atteint la tête.

Innervation. — Chaque nerf dorsal, quand il arrive dans la gouttière vertébrale, émet une branche postérieure qui va s'anastomoser avec le nerf dorsal suivant. Puis il se divise en trois branches : interne, moyenne et externe. La branche externe, grêle, sauf au thorax, se dirige en dehors en passant sous la face profonde du longissimus et au-dessus des apophyses transverses. Elle se termine dans l'ilio-costalis, après avoir abandonné un filet sensitif qui chemine dans le septum latéral et arrive à la peau. Nous remarquerons que cette branche innerve la partie de l'ilio-costalis qui est située dans l'espace intertransversaire (ou intercostal) immédiatement postérieur.

Valeur morphologique. — Les premiers auteurs qui ont étudié ce muscle ont à peu près reconnu sa valeur exacte. C'est ainsi que CUVIER, MECKEL, OWEN, CARTE et MACALISTER le décrivent sous le nom de sacro-lombaire. Sa portion céphalique correspondrait particulièrement au trachelomastoïdeus pour MECKEL, au splenius pour CARTE et MACALISTER. RAPP considère ce muscle comme formant un système spécial dont il nomme muscle transversarius superior la partie lombo-caudale, muscle costalis, la partie thoraco-cervicale. Après lui, STANNIUS étend au tout le nom de transversarius superior et en fait un homologue, énorme, du quadratus lumborum, opinion combattue par CARUS. VON SCHULTE et DE FOREST-SMITH gardent ce nom. Enfin, MURIE reconnaît bien à la partie antérieure

la valeur d'un sacro-lombaire, mais nomme muscle supra-caudalis la partie postérieure et en fait un long intertransversaire.

Or, la situation de ce muscle sur les apophyses transverses, puis les côtes, son innervation, sa position en dehors des rameaux cutanés de la série externe, montrent qu'il s'agit bien là de l'ilio-costalis que caractérise surtout son extension depuis la tête jusqu'à la queue. Il n'a rien à faire avec le quadratus lumborum, muscle ventral, et se montre partout indépendant des intertransversarii. Ce que nous savons des muscles du cou des autres mammifères nous montre que sa portion céphalique n'est ni un splenius, ni un trachelo-mastoïdeus, mais seulement un ilio-costalis cervicis devenu capitis.

b) *Système du longissimus*. — *M. longissimus*.

Tursiops. — Fondamentalement, ce muscle naît, par de longs tendons, des apophyses mamillaires de toutes les vertèbres, et, par une aponévrose, des apophyses épineuses; il se termine par des fibres charnues sur la partie de la gouttière vertébrale qui est située en dehors des apophyses mamillaires : base des apophyses épineuses, arcs neuraux, apophyses transverses et portions des côtes situées en dedans de l'angle. Enorme et renflé à sa partie moyenne, le muscle s'amincit à ses deux extrémités qu'il atteint, l'une la queue, l'autre la tête. Le septum latéral le sépare nettement de l'ilio-costalis, mais, en dedans, il est complètement uni au transverso-spinalis qui naît des mêmes tendons que lui.

La complexité des origines du muscle nous oblige à les préciser.

1° De toutes les apophyses mamillaires des vertèbres

du pédicule, puis des lombaires, naissent des tendons, qui montent très obliquement en avant et en haut et ont jusqu'à trente métamères de longueur. Leur ensemble constitue une véritable cloison, de chaque face de laquelle se détachent des fibres musculaires : les fibres qui proviennent de la face interne sont obliques en avant, en dedans et en bas et appartiennent au transverso-spinalis, celles qui proviennent de la face externe sont obliques en avant, en dehors et en bas ; elles constituent le longissimus. Il n'existe aucune séparation entre les deux muscles, car les tendons s'étendent jusqu'à leur superficie ; ce n'est qu'artificiellement, en arrachant les attaches de l'un ou de l'autre sur ces tendons, qu'on peut les isoler.

2° Au niveau du pédicule, un très gros et très fort tendon chemine sur la face dorsale des courtes apophyses transverses. Si on le suit vers l'arrière, on voit ce tendon pénétrer dans la nageoire caudale et, au niveau de chacune des vertèbres de celle-ci, abandonner un feuillet incurvé (fig. 37). Ce feuillet s'attache en partie sur la pièce osseuse, mais, surtout, envoie des fibres qui se jettent dans le tissu fibreux de la nageoire et le traversent de dedans en dehors jusqu'à son bord latéral. C'est de l'union de tous ces feuillets, emboîtés les uns dans les autres comme des pelures d'oignon, qu'est fait le tendon.

Suivi vers l'avant, on voit ce tendon s'accoler à la face externe des fibres musculaires qui naissent des apophyses mamillaires du pédicule et des lombes ; une cloison fibreuse le borde en dehors. Dès le pédicule il détache de son flanc externe un premier tendon qui traverse cette cloison et donne naissance à un muscle qui se loge entre celle-ci et le septum latéral. Un peu plus loin, le gros

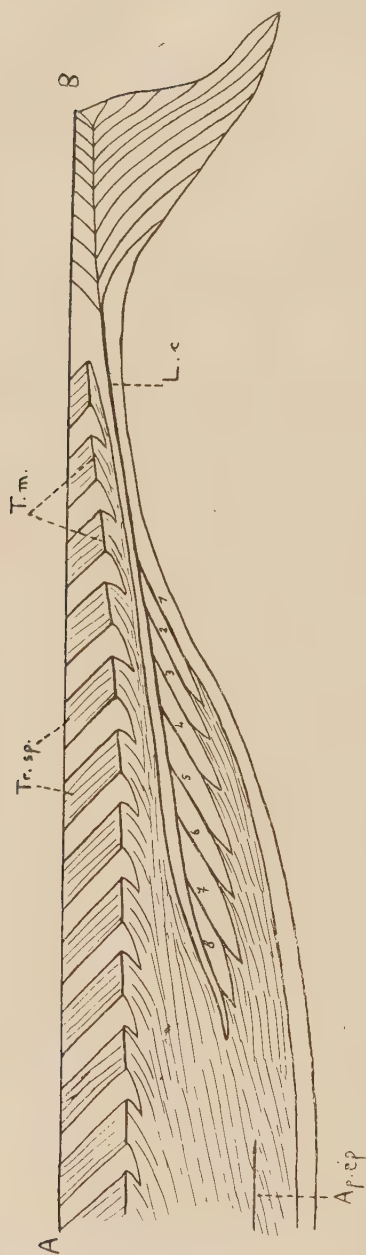


Fig. 37. — Schéma destiné à faire comprendre la disposition des muscles dorsaux des cétacés dans la partie postérieure du corps (l'ilio-costalis n'est pas représenté).

A B, ligne des apophyses épineuses ; — *T. m.*, tendons provenant des apophyses mamillaires ; leurs faces médiales donnent naissance aux faisceaux du transverso-spinalis, *Tr. sp.*, leurs faces latérales aux faisceaux du longissimus ; — *L. c.*, gros tendon caudal du longissimus ; en arrière, il s'épanouit dans la nageoire caudale ; en avant, il donne naissance à 8 tendons, 1 à 8, qui se jettent dans la portion dorso-lombaire du muscle ; — *Ap. ép.*, section de l'aponévrose qui vient des apophyses épineuses et s'enfonce dans le longissimus, donnant attache par ses deux faces à des fibres musculaires.

tendon commun émet un deuxième tendon qui se comporte comme le premier dont il va renforcer les fibres. La disposition se répète encore cinq fois, puis le tendon commun, formant huitième, traverse à son tour la cloison et se jette dans le muscle nouveau qui est maintenant très volumineux (niveau de l'anus). Presque de suite après, ce muscle se jette dans le reste du longissimus et rien ne permet plus de distinguer l'un de l'autre.

Ainsi cette partie du longissimus correspond simplement aux fibres qui naissent de la nageoire caudale et qu'un dispositif spécial laisse isolées, pendant un certain temps, des

fibres nées de toutes les apophyses mamillaires des vertèbres antérieures.

3° En avant, à partir de la onzième ou douzième dorsale, les tendons des apophyses mamillaires se bifurquent : leurs branches externes sont interposées entre le longissimus et un nouveau muscle, le transverso-spinalis capitis. A partir de D⁶, ces branches ne donnent plus naissance qu'à ce dernier ; elles sont indépendantes du longissimus et un interstice, rempli de tissu cellulaire, sépare dès lors le bord médial du longissimus d'avec le transverso-spinalis.

4° Des apophyses épineuses des vertèbres lombaires et dorsales postérieures, naît une forte aponévrose dont les fibres se dirigent obliquement en avant et en dehors, en recouvrant d'abord le transverso-spinalis, puis la moitié interne du longissimus. Changeant alors de direction, l'aponévrose s'enfonce dans l'épaisseur de ce dernier et y forme une cloison sagittale, dont les fibres, obliques en bas et en avant, atteignent presque la face profonde du muscle. De toute la face profonde de l'aponévrose, tant qu'elle est superficielle, et de ses deux faces, lorsqu'elle est devenue cloison sagittale, naissent des fibres musculaires qui renforcent le longissimus. En avant, cette cloison cesse vers le milieu du dos.

Les fibres du muscle, nées de ces multiples origines, ont une direction générale oblique en bas, en avant et en dehors. Elles se terminent sur les vertèbres caudales antérieures, lombaires et thoraciques. Sur chaque vertèbre, cette insertion occupe : 1° toute la portion des arcs neuraux située au-dessous des apophyses mamillaires ; or nous savons que cette zone va en diminuant vers l'avant et devient nulle à la partie antérieure du dos, où

les apophyses mamillaires ont abandonné l'apophyse épineuse pour gagner l'apophyse transverse; 2° toute la face dorsale des apophyses transverses; 3° la face dorsale des côtes, de leur tête à leur angle dorsal; 4° le septum latéral qui les sépare de l'ilio-costalis.

Les fibres les plus antérieures du muscle passent directement du thorax au crâne, renforcées par un faisceau qui vient de l'apophyse transverse du complexe cervical. Elles s'insèrent sur l'exoccipital, réunies, à ce niveau, aux fibres terminales de l'ilio-costalis.

Variations. — Autant qu'on peut se reconnaître dans les descriptions des auteurs, elles sont peu importantes. Ce qui est particulièrement intéressant, c'est l'étude du gros tendon qui va à la nageoire caudale et qui représente la seule partie de l'épisome qui pénètre dans cette nageoire. Ce tendon est très fort. Sur un *Balænoptera musculus* (de 18^m,50 de longueur), DELAGE le voit apparaître 3 mètres avant la nageoire et son diamètre maximum atteint 10 centimètres. Il chemine dans un canal fibreux qui est probablement doublé d'une gaine synoviale, mais l'auteur n'a pu pratiquer l'examen histologique. VON SCHULTE et de FOREST-SMITH décrivent comme synoviales les gaines qui entourent les huit tendons nés de celui-ci. Sur notre exemplaire, il n'y avait pas de synoviale nette, mais, comme il s'agissait d'un fœtus, celle-ci n'était peut-être pas différenciée. La terminaison du tendon dans l'épaisseur de la nageoire a été bien décrite par Roux chez *Delphinus leucopleurus*. Les faisceaux fibreux qui s'en échappent constituent des fibres dites radiaires, qui se portent obliquement en dehors; celles qui naissent en avant vont se terminer sur les bords latéraux de la nageoire, les moyennes sur l'extrémité externe de celle-

ci, les postérieures sur son bord postérieur. Il faut ajouter qu'un tendon semblable se ramifie identiquement à la face ventrale de la nageoire, de sorte que deux paires de tendons représentent tout l'appareil moteur de celle-ci. Comme le fait remarquer DELAGE, cet appareil est essentiellement fixé au tissu fibreux, les insertions squelettiques étant secondaires. L'action de chaque tendon dorsal sera donc surtout de creuser en une concavité dorsale l'aileron correspondant. Une étude détaillée du trajet de ces fibres et de leur mobilité serait seule capable de nous renseigner sur la forme exacte de cette concavité et sur son rôle dans la progression de l'animal.

Innervation. — La branche de trifurcation moyenne de chaque nerf dorsal, très volumineuse, se distribue à tout le longissimus. Ses ramifications abordent le muscle en divers points de sa face profonde, sans aucun ordre visible.

Valeur morphologique. — L'interprétation de ce muscle est extrêmement variable suivant les auteurs, et cela tient d'abord à ce que beaucoup n'ont pas su, ou mal su, le séparer du transverso-spinalis, tandis que, d'autre part, on voulait faire un muscle spécial des faisceaux qui naissent du gros tendon caudal. C'est ainsi que CUVIER, OWEN, CARTE et MACALISTER confondent sous le nom de longissimus dorsi ce muscle et le transverso-spinalis. Par contre, ils isolent les faisceaux nés du tendon caudal en un lombo-sus-caudien (CUVIER) ou levator caudæ (CARTE et MACALISTER, OWEN). La description de MECKEL est à peu près identique. MURIE voit là deux muscles : les faisceaux nés du tendon caudal formeraient le longissimus ; ceux nés des apophyses mamillaires de la queue et des lombes formeraient le spinalis. L'ensemble

ne ferait plus qu'un au thorax. STANNIUS, VON SCHULTE et DE FOREST-SMITH ont à peu près séparé le transverso-spinalis, mais, dans le longissimus tel que nous le comprenons, ils établissent une coupe. Les faisceaux nés du tendon caudal forment le caudalis superior du premier, l'ilio-costalis lumborum des seconds; plus en avant, le septum que constitue la réflexion de l'aponévrose superficielle dans le muscle leur fait séparer tous les faisceaux latéraux à ce septum en un muscle sacro-lombaire (STANNIUS) ou ilio-costalis thoracis (VON SCHULTE et DE FOREST-SMITH). Le seul auteur qui ait bien vu qu'il s'agissait là du longissimus et que le tendon caudal n'en était qu'une différenciation locale est CARUS.

Les raisons suivantes nous font admettre la description que nous avons suivie : 1° chez tous les mammifères, les apophyses mamillaires donnent naissance au semi-spinalis en dedans, au longissimus en dehors; parfois les deux muscles naissent chacun par un tendon spécial; d'autres fois, ils s'échappent des deux faces d'un tendon commun. Il est évident que c'est cette dernière disposition, étendue à tout le corps que nous trouvons chez les cétacés et que, par suite, le plan des tendons mamillaires établit une séparation entre les deux muscles; l'innervation corrobore d'ailleurs cette manière de voir; 2° la présence, dans la partie postérieure du tronc, d'un ventre externe, indépendant, naissant, par huit faisceaux, d'un gros tendon commun, ne doit pas faire croire qu'il y a là une formation nouvelle, mais simplement les tendons d'origine du muscle qui correspondent aux vertèbres de la nageoire se sont isolés, parce qu'adaptés aux mouvements spéciaux de cette nageoire; et, pour la même raison, le corps charnu qui

leur fait suite reste isolé quelque temps, tout comme nous avons vu, chez les mammifères terrestres, le longissimus caudæ rester isolé sur un long trajet de l'erec-tor spinæ. Grâce à cette disposition, les mouvements du tissu propre de la nageoire caudale gardent leur indépendance vis-à-vis de ceux du rachis. Ainsi cet ensemble externe, qui est le strict analogue d'un longissimus caudæ dont il a jusqu'aux longs tendons terminaux, n'a rien à faire avec un ilio-costalis lumborum ; 3° encore moins soutenable est la création, aux dépens de la partie externe du longissimus dorsi, d'un ilio-costalis thoracis. Le feuillet de réflexion de l'aponévrose ne représente qu'une limite très artificielle, incomplète en bien des points et VON SCHULTE et DE FOREST-SMITH reconnaissent eux-mêmes que « les fibres de l'ilio-costalis sont continuellement renforcées par les fibres du longissimus qui, d'une façon ininterrompue, s'inclinent en dehors pour passer dans ce premier muscle » (p. 52). Chez les Mammalia quadrupèdes (et chez les reptiles), nous avons toujours vu les nerfs cheminer dans la cloison de séparation des deux muscles. Or, chez notre Tursiops, et chez Kogia, les nerfs cheminent dans la cloison qui limite le transversarius superior qui, pour nous, est le vrai ilio-costalis thoracis, et pas du tout le long de la cloison aponévrotique où nous n'avons vu que des vaisseaux. Enfin, nous n'avons pas pu, malgré nos recherches, trouver que les deux portions du longissimus sises de part et d'autre de la cloison aponévrotique sagittale eussent des nerfs différents, et si l'on se reporte à la description des nerfs dorsaux du Kogia (p. 69), il ne semble pas que les auteurs américains aient, non plus, vu des nerfs spéciaux pour chacune.

M. splenius.

Tursiops. — Il naît du septum sagittal qui sépare les deux masses, droite et gauche, de l'épisome, au-dessus des apophyses épineuses, au niveau de la partie toute antérieure du thorax. Ses fibres aponévrotiques se dirigent en dehors, en avant et en bas, croisant le transverso-spinalis capitis. Elles arrivent au-dessus du faisceau céphalique du longissimus, deviennent alors charnues et vont se fixer à l'exoccipital.

Variations. — Nulle part, le muscle n'est bien circonscrit ; sa partie aponévrotique est à peine distincte de l'aponévrose d'enveloppe du transverso-spinalis et sa partie musculaire est presque de suite soudée au longissimus. L'obliquité du muscle permet seule de l'isoler. Nous n'avons pu isoler les nerfs propres du splenius vu sa fusion précoce avec le longissimus.

Ce muscle n'a été vu que par STANNIUS, VON SCHULTE et DE FOREST-SMITH. Celui que MURIE décrit sous ce nom est le transverso-spinalis capitis. Il ne nous semble pas cependant que le splenius fasse défaut chez les cétacés. Il est probable que la plupart des auteurs l'ont détruit sans le voir.

Mm. intertransversarii dorsales.

Tursiops. — Nous les avons trouvés dans toute l'étendue du tronc, de la première dorsale jusqu'au pédicule. Le nerf ventral les sépare du muscle ventral correspondant. Ils sont innervés par un petit filet qui se détache du nerf de l'ilio-costalis qui chemine au-dessus d'eux.

Variations. — Chez Kogia, ils sont identiques. Chez Phocæna (STANNIUS) et Globiocephalus (MURIE) ils feraient défaut, ou presque, à la partie antérieure du thorax.

Il faut probablement rattacher à ce système de petits muscles décrits, mais non nommés, par Stannius chez *Phocæna* (213, p. 40) qui iraient d'une apophyse mamillaire à l'apophyse transverse immédiatement antérieure. Nous ne les avons pas retrouvés et aucun autre auteur n'en parle.

c) *Système du transverso-spinalis*. — *M. transverso-spinalis caudæ et lumborum*.

Tursiops. — Ce muscle apparaît dès le pédicule et s'élargit progressivement jusqu'aux lombes. Puis il continue son chemin, longeant la ligne médio-dorsale jusqu'au niveau de D¹¹ où il donne naissance aux trois muscles transverso-spinalis capitis, spinalis et multifidus. En dedans, les apophyses épineuses et, au-dessus d'elles, un septum sagittal, le séparent du muscle de l'autre côté. En dehors, la série des tendons des apophyses mamillaires le sépare du longissimus.

Ce muscle comprend essentiellement des fibres qui se détachent de la face interne des tendons précités et, obliques en bas, en avant et en dedans, se terminent sur les faces latérales des apophyses épineuses. D'autres fibres, plus rares, naissent de la face inférieure de l'aponévrose de recouvrement du muscle (celle qui, plus en dehors, va s'enfoncer dans le longissimus). Enfin, tout le long de son trajet, le muscle reçoit de fins tendons qui naissent du sommet des apophyses épineuses et s'enfoncent dans son épaisseur. L'existence de ces tendons fait que le muscle est à la fois un semi-spinalis, comme l'indiquent les tendons mamillaires, et un spinalis.

Innervation. — La branche interne de trifurcation du nerf dorsal monte obliquement en haut et en arrière,

couchée sur les apophyses épineuses jusqu'au transverso-spinalis qu'elle pénètre et innerve. Elle envoie, de

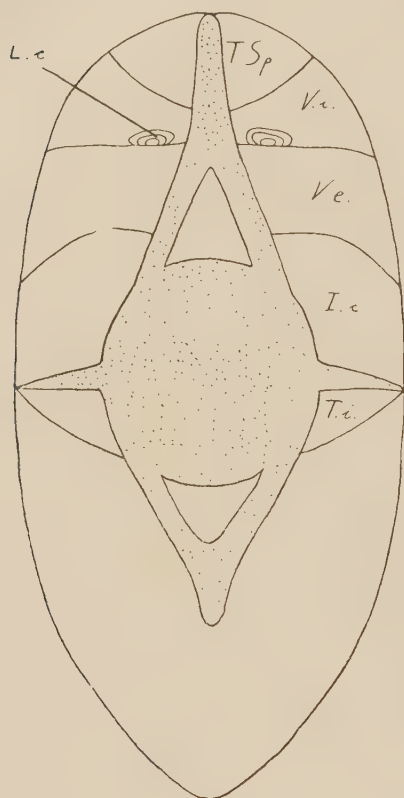


Fig. 38. — Coupe transversale de *Tur-siops tursio*, en avant du point où le gros tendon caudal vient d'émettre son 6^e tendon de terminaison, $\times 2$.

T. sp., m. transverso-spinalis; — *V. i.*, partie interne du longissimus, d'origine mammaire; — *V. e.*, partie externe du longissimus, dont les fibres proviennent des six premiers tendons issus du gros tendon caudal *L. c.*; ce dernier a encore deux tendons à donner; — *I. c.*, m. ilio-costalis; — *T. i.*, m. transversarius inferior (hyposome).

plus, un grêle filet cutané qui arrive à la peau en traversant le septum sagittal. Il faut remarquer que, comme pour l'ilio-costalis, chaque nerf aboutit à un faisceau situé un métamère en arrière de l'espace dont il naît.

Ce muscle correspond à peu près au transverso-spinalis de VON SCHULTE (210) et au spinalis de VON SCHULTE et DE FOREST-SMITH. Les autres auteurs ne l'ont pas ou à peine isolé du longissimus.

M. spinalis dorsi et cervicis.

Tursiops. — A partir de la 11^e dorsale, on voit les faisceaux les plus internes de la couche superficielle du transverso-spinalis lumborum s'isoler progressivement

des faisceaux externes qui deviennent le transverso-spinalis capitis et des faisceaux internes et profonds qui

deviennent le multifidus. Ils forment un ruban charnu qui longe la ligne médiane au-dessus du sommet des apophyses épineuses. Comme ces apophyses vont en diminuant, le muscle va s'enfonçant peu à peu. Il se termine sur les apophyses épineuses des six premières dorsales et du complexe cervical. On peut considérer ce muscle comme un spinalis, car il semble que la majorité de ses fibres proviennent de la portion du transverso-spinalis lumborum qui naît des apophyses épineuses.

Il est innervé par les ramifications terminales des branches de trifurcation interne des premiers nerfs dorsaux.

Ce muscle correspond à la partie antérieure du spinalis de VON SCHULTE et DE FOREST-SMITH ; il est à peu près identique au spinalis dorsi de STANNIUS, et au muscle épineux que décrit MECKEL chez Monodon.

M. multifidus dorsi et cervicis.

Tursiops. — Nous avons vu que, à partir de D¹¹, les tendons des apophyses mamillaires se bifurquaient dès leur origine. Le tendon interne de bifurcation donne naissance, par sa face externe, au transverso-spinalis capitis, par sa face interne à des fibres obliques en haut et en dedans qui forment le multifidus. A partir de D⁶, les tendons internes, devenus très courts, ne donnent plus naissance qu'au multifidus et, en dehors, un espace cellulaire les isole du transverso-spinalis capitis. Dès lors, le multifidus est bien isolé, il est fait de faisceaux allant des apophyses mamillaires aux apophyses épineuses, comme chez les autres mammifères, et sautant deux, trois ou quatre espaces. Les faisceaux les plus antérieurs aboutissent à l'apophyse épineuse de la masse cervicale.

Le système du multifidus, chez Tursiops, n'apparaît donc bien isolé que du cou jusqu'à D⁶; en arrière, il se perd dans le transverso-spinalis du dos et, au delà de D¹¹, nous n'avons pu voir de fibres ayant sa direction, ni aux lombes, ni à la queue.

Variations. — Chez Phocæna, le multifidus serait, d'après STANNIUS, beaucoup plus complexe. L'auteur ajoute en effet aux faisceaux que nous avons décrits une couche profonde de petits muscles inversement dirigés. Sous le tout, seraient des muscles rotatores. En dedans encore, on trouverait le « premier muscle dorsal de la colonne », constitué par de petits faisceaux obliques en bas et en avant, du sommet des apophyses épineuses des dorsales postérieures à la base des apophyses des dorsales antérieures. Chez Kogia et chez Balænoptera borealis, le multifidus pourrait être suivi dans toute la région lombaire. Quelques-unes de ses fibres, chez le second, auraient une direction oblique en bas et en avant. Un submultifidus existerait chez Kogia; chez Globiocephalus, Lagenorhynchus, MURIE décrit un semi-spinalis, un multifidus et des rotatores.

L'absence ou la non-individualisation de tous ces faisceaux sur notre Tursiops tenait peut-être à son jeune âge.

Innervation. — Elle est faite par les rameaux qui vont au spinalis.

Mm. interspinales.

Nous les avons trouvés dans toute l'étendue de la colonne vertébrale et, partout, bien nets, surtout au thorax. Ils semblent constants chez les cétacés. On les a signalés chez les Balænoptera, Kogia, Phocæna, Globiocephalus, Lagenorhynchus.

Mm. intermamillares.

Ces muscles sont décrits par STANNIUS chez *Phocæna* où il les appelle muscles interaccessorii. Nous les avons cherchés en vain chez *Tursiops* ; de même MURIE n'a pu les trouver. Les autres auteurs n'en font pas mention.

M. transverso-spinalis capitis.

Tursiops. — C'est un fort muscle triangulaire dont l'extrémité, effilée, apparaît au niveau de D¹¹, où elle fait suite aux faisceaux externes du transverso-spinalis lumborum. Le muscle avance en s'élargissant progressivement ; bientôt, il atteint la ligne médiane par son bord interne, en recouvrant le spinalis ; du côté externe, il refoule de plus en plus le longissimus et finit par occuper toute la nuque. Il se termine, par une large insertion, sur l'occipital, juste en dehors de la ligne médiane.

Dans son trajet, le muscle se loge profondément entre les deux branches de bifurcation des tendons mamillaires. Les branches internes sont entre lui et le multifidus et nous avons vu qu'elles donnaient des fibres aux deux muscles jusqu'à D⁶, puis, en avant de D⁶, au multifidus seul. Les branches externes sont entre le transverso-spinalis capitis et le longissimus ; jusqu'à D⁶, elles donnent des fibres aux deux muscles ; de D⁶ à D¹, elles n'en donnent plus qu'au transverso-spinalis capitis. Il s'ensuit, qu'à partir de D⁶, ce muscle est tout à fait isolé des muscles voisins. Plus en avant, le muscle reçoit encore un petit faisceau de la masse cervicale.

Ce muscle est innervé par les rameaux internes des nerfs dorsaux et surtout des nerfs cervicaux ; ceux-ci forment un épais paquet qui se ramifie sur toute sa face latérale.

Variations. — Chez tous les cétacés, le transverso-spinalis capitis est à peu près semblable à celui du Tursiops. MURIE le nomme, à tort, splenius; STANNIUS et VON SCHULTE l'appellent semi-spinalis capitis; MECKEL en fait l'homologue du digastrique et du complexus; il lui décrit deux intersections aponévrotiques que les autres auteurs ne signalent pas.

M. trachelo-occipitalis. — VON SCHULTE décrit sous ce nom, chez Balænoptera, un muscle profond qui naît de l'apophyse mamillaire D¹ et des arcs neuraux du cou, et se termine sur l'occipital, en dehors du rectus posticus, sous le transverso-spinalis capitis. Il est innervé par les nerfs internes. MURIE décrit un muscle analogue chez Globiocephalus et l'appelle trachelo-mastoïdeus. Nous pensons, avec VON SCHULTE, que ce muscle n'est qu'un dérivé du transverso-spinalis capitis dont il partage l'innervation. Il fait défaut chez Tursiops.

Mm. suboccipitales.

Vu la fréquente soudure des vertèbres cervicales, ces muscles sont habituellement très réduits : il n'y en a que deux chez Tursiops.

M. rectus dorsalis. — Assez fort et triangulaire, il naît de la face dorsale de l'arc neural du complexe cervical et de son apophyse épineuse ainsi qu'un peu du septum médio-dorsal. Il s'insère sur l'occipital, au dessous du transverso-spinalis capitis.

M. obliquus cranialis. — Ce muscle va directement de l'apophyse transverse du cou au crâne où il se fixe un peu en dessous du longissimus.

Innervation. — La branche dorsale du premier nerf cervical envoie au transverso-spinalis capitis un rameau

qui passe entre l'obliquus et le rectus dorsalis et innerve aussi ce dernier muscle. Puis cette branche se dirige en dehors, donne un rameau à l'obliquus, passe sous ce muscle et se termine dans la masse commune de l'ilio-costalis, du longissimus et du splenius.

Variations. — Chez Kogia et Globiocephalus, il existe un rectus dorsalis. Chez Phoceana, il serait tout à fait soudé au transverso-spinalis capitis. Chez Balaenoptera borealis, il naît de C^{1-2} et reçoit un gros faisceau du transverso-spinalis capitis. Cette origine montre que le muscle correspond aux deux recti dorsales des autres mammifères. L'obliquus cranialis a été décrit chez Kogia, Bal. borealis et Globiocephalus. MACALISTER, chez ce dernier, l'a appelé trachelo-mastoïdeus.

Sous le nom d'*obliquus inferior* MURIE décrit encore, chez Globiocephalus, un muscle qui va de l'apophyse transverse de l'axis à l'occipital, en dehors de l'obliquus posticus. Ce muscle, malgré son origine, nous semble correspondre au rectus lateralis de Kogia et Bal. borealis, qui naît de l'apophyse transverse de l'atlas et est innervé par le premier nerf cervical. Il fait défaut chez Tursiops.

MUSCLES DU MANATUS

L'*ilio-costalis* est large, mais moins que chez les cétacés et son aspect rappelle beaucoup plus celui des quadrupèdes. En avant, il atteint l'axis. En arrière, il s'arrête à la dernière côte pour MURIE, mais STANNIUS, sous le nom de transversarius superior, dit le suivre jusqu'à la nageoire caudale où il se terminerait par de forts tendons.

Le *longissimus*, très massif et charnu, va de la première côte à la fin de la queue où il s'épanouit en tendons. Le

trachelo-mastoïdeus le continue en avant jusqu'au crâne. Le *splenius*, tel que le décrit MURIE, semble plutôt en être un faisceau, à moins qu'il n'appartienne au *transverso-spinalis capitis*. En tout cas, il n'a rien d'un *splenius*. Le *transverso-spinalis* est étroit, mais dure sur tout le corps. MURIE ne spécifie pas si sa structure ressemble à celle des cétacés. En avant, il se continue par un épais *transverso-spinalis capitis*.

Les *interspinales* feraient défaut, remplacés par l'énorme ligament interépineux. Les quatre *Mm. suboccipitales* existent tous, mais les deux recti dorsales sont à peu près soudés.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

Cette longue étude nous montre que, malgré les apparences, la musculature spinale des cétacés ne s'éloigne pas autant de celle des mammifères terrestres que l'on pourrait le croire : le type que nous avons décrit chez ces derniers se retrouve aisément en dépit des modifications. Comme chez ceux-ci, nous trouvons les trois grands systèmes, mais la brièveté du cou et la nécessité d'un puissant appareil moteur pour la queue fait qu'ils s'étendent tout le long du corps jusqu'à la tête. Or, la prolongation de l'*ilio-costalis* jusqu'à la tête et dans la queue, est un fait unique parmi les mammifères, et, exception faite des ophidiens, déjà rare chez les reptiles.

Le *longissimus* ne diffère pas essentiellement de celui des mammifères terrestres, mais sa portion terminale s'est adaptée d'une manière très particulière au rôle de moteur propre de la nageoire caudale ; elle semble susceptible de faire varier l'incurvation de celle-ci. Le

transverso-spinalis est le plus modifié : ses portions semi-spinalis et spinalis ont seules subsisté, dans la majeure partie du corps et le multifidus est restreint au cou et aux deux tiers antérieurs du dos. C'est dire que les mouvements de torsion doivent avoir disparu, les mouvements de flexion latérale ou dorso-ventrale subsistant seuls. L'union du transverso-spinalis avec le longissimus est devenue intime et, si ces muscles sont toujours deux au point de vue anatomique, on peut supposer qu'ils ne font qu'un au point de vue fonctionnel. L'ignorance où nous sommes des mouvements des cétacés nous empêche de déterminer leur rôle exact ; ils est probable qu'ils agissent pour étendre le corps après ces mouvements de flexion ventrale prononcée que l'on observe communément lorsque ces animaux plongent après avoir respiré.

Ce qu'il faut surtout remarquer, c'est l'énorme développement de toute la masse dorsale, d'où la largeur de la gouttière vertébrale qui dépasse de beaucoup celle de tous les autres mammifères. De plus, les apophyses transverses naissent, dès la fin du thorax, des corps mêmes des vertèbres, au lieu de se détacher, comme d'habitude, des arcs neuraux. Cette disposition augmente encore la place dévolue à l'épisome. Parmi les muscles de celui-ci, c'est le longissimus qui est le plus volumineux ; le transverso-spinalis, presque partout privé du système du multifidus, est bien plus étroit. Il nous semble que c'est la raison pour laquelle les apophyses mamillaires, qui ne sont autre chose que le tubercule d'insertion des muscles transverso-spinalis et longissimus, sont tellement rejetées en dedans et ont gagné les apophyses épineuses. A la partie antérieure du dos et au cou, le multifidus apparaît

et le système du transverso-spinalis grandit : or, on constate qu'à ce niveau les apophyses mamillaires ont rejoint les apophyses transverses. Ainsi, une fois de plus, le développement relatif des muscles est susceptible de nous rendre compte des modifications des pièces squelettiques.

La courte description que nous avons donnée des muscles du *Manatus* nous montre qu'ils ont subi une évolution beaucoup moins prononcée que celle des cétacés ; le type des mammifères terrestres y semble bien mieux conservé.

ARTICLE V. — PRIMATES

I. — ÉTUDE DU SQUELETTE

La comparaison de la colonne vertébrale et de ses pièces chez l'homme et les autres primates a été effectuée d'une façon très précise par BROCA. Quelques points de détail pour les anthropoïdes ont été complétés par CHUDZINSKY et JULIEN. Dans les lignes qui vont suivre, nous ne mettrons en relief que les différences qui nous paraissent présenter un rapport avec la disposition des muscles de l'épisome.

Région cervicale. — Chez l'homme, ses vertèbres sont aplaties dans le sens cranio-caudal, mais élargies transversalement. L'apophyse épineuse de l'axis est forte, mais infiniment moins que chez les quadrupèdes ; par contre, l'apophyse épineuse des vertèbres suivantes, sans égaler celle de l'axis, est toujours bien développée. Le sommet des apophyses C^2 à C^5 est bifide chez le blanc. Chez le noir (CUNNINGHAM), seul celui de l'axis serait bifide. Les apophyses transverses et articulaires ne présentent

rien de très spécial ; signalons seulement que l'apophyse transverse de l'atlas est beaucoup moins volumineuse que chez les quadrupèdes.

Chez les anthropoïdes, les apophyses épineuses sont plus longues que chez l'homme, surtout chez l'orang et le gorille où elles atteignent de très fortes dimensions et semblent jouer, comme attache du septum nuchal, le rôle des apophyses épineuses dorsales des quadrupèdes. La seule apophyse bifide est l'axis, uniquement chez le chimpanzé.

Chez les autres primates, les vertèbres du cou prennent le type des quadrupèdes, mais l'apophyse épineuse de l'axis et l'apophyse transverse de l'atlas gardent le type de l'homme et des anthropoïdes et ne deviennent jamais très fortes.

Région dorsale. — Elle comprend douze vertèbres chez l'homme, toutes assez uniformes pour qu'il soit difficile de dire s'il existe une vertèbre diaphragmatique. Les apophyses épineuses sont en rétroversion ; celle-ci croît de D¹ à D⁶ où l'inclinaison atteint un degré qu'on ne trouve qu'exceptionnellement parmi les mammifères, puis elle diminue jusqu'à D¹² qui est presque horizontal. Les apophyses transverses supportent, au niveau de D¹¹ et D¹², une apophyse mamillaire et une apophyse styloïde peu marquées. En avant de ces vertèbres, de simples rugosités, occupant le sommet des apophyses transverses, continuent ces deux saillies. Les apophyses articulaires sont du type dorsal jusqu'à D¹¹. L'articulation entre D¹¹ et D¹² est d'un type mixte, celle de D¹² et L¹ est franchement du type lombaire. Si donc l'on veut absolument trouver une vertèbre diaphragmatique, on doit hésiter entre D¹¹ et D¹² (D¹¹ d'après LE DOUBLE).

Chez les anthropoïdes, les vertèbres dorsales sont analogues à celles de l'homme. Mais leurs apophyses épineuses, plus larges, sont toujours moins inclinées, surtout à la partie antérieure de la colonne. Les mamillaires existent tandis que comme BROCA et contrairement à LE DOUBLE, nous n'avons pu voir d'apophyses styloïdes. La vertèbre diaphragmatique correspond à D¹² (D¹³ chez un chimpanzé) si l'on se base sur le caractère des apophyses articulaires.

Chez les autres primates, la région dorsale a exactement le type des quadrupèdes et s'oriente par rapport à une vertèbre diaphragmatique, très marquée à tous les points de vue, qui est soit D¹⁰, soit D¹¹.

Région lombaire. — Chez l'homme, les apophyses épineuses sont fortes et larges, toutes perpendiculaires à la colonne, du moins chez l'homme actuel car il semble que chez le préhistorique elles étaient légèrement rétroversées (HUE et BAUDOUIN). Les apophyses transverses, directement dirigées en dehors, naissent de l'arc neural. Les apophyses mamillaires et styloïdes sont visibles, mais réduites à des tubercules (tubercules mamillaire et accessoire des anthropotomistes) toujours peu saillants.

Chez les anthropoïdes, les apophyses épineuses sont en rétroversion, sauf chez le gibbon. Les apophyses transverses, qui se détachent, comme chez l'homme, de l'arc neural sont transversales ou légèrement antroversées. Les apophyses styloïdes font défaut. Quant aux mamillaires, elles interceptent avec les apophyses épineuses une gouttière qui, bien marquée comme chez l'homme, garde la même largeur tout le long de la région lombaire.

Chez les autres primates, les vertèbres lombaires ont

le type postdiaphragmatique nettement accusé; en particulier, les apophyses styloïdes sont toujours très prononcées; chacune d'elles s'accôle étroitement à la face externe de l'apophyse mamillaire qui la suit et cette disposition augmente la solidité de la colonne lombaire (Broca). La gouttière mamillo-épineuse, comme chez tous les quadrupèdes, va en diminuant fortement de largeur à mesure qu'on s'éloigne du sacrum.

Région sacrée. — Le sacrum est remarquablement large chez l'homme où sa face postérieure, très convexe dorsalement, offre une vaste surface d'attache aux muscles spinaux. Chez les anthropoïdes, il est déjà plus étroit et moins fort, moins encore chez les autres primates.

Région caudale. — Chez l'homme et les anthropoïdes, elle ne comprend que trois à cinq vertèbres rudimentaires. Le maximum de réduction est réalisé chez l'orang. Chez les autres primates, sauf chez *Macacus inuus*, ces vertèbres sont bien développées et ont le type des quadrupèdes.

Etude d'ensemble. — Le rachis humain présente plusieurs courbures dont chacune est disposée en sens inverse de celle qui la précède. La colonne cervicale est concave dorsalement comme chez les quadrupèdes, mais cette concavité, beaucoup moins marquée, a son sommet reporté très près du crâne, au niveau de C³. Le déplacement du trou occipital qui est maintenant situé à la face inférieure du crâne, au lieu de la postérieure, fait que la tête est au voisinage de la position d'équilibre sur le cou: son centre de gravité passe très peu en avant des articulations sous-occipitales. D'où absence du ligament nuchal que remplace un faible septum médian. La courbure dorsale existe toujours, mais elle s'arrête à D¹²; au-des-

sous d'elle apparaît une courbure lombaire à concavité postérieure. La présence de celle-ci fait que le centre de gravité du corps passe normalement par l'articulation lombo-sacrée, et, par suite, que la colonne est en équilibre. Plus bas encore, le sacrum montre une dernière courbure à concavité antérieure.

Parmi les anthropoïdes, la courbure lombaire ne subsiste, et encore très faible, que chez le gibbon ; elle fait défaut chez les trois autres ; la courbure dorsale descend jusqu'à L³ chez le chimpanzé, L⁴ chez l'orang et le gorille (Broca). Le centre de gravité tombe bien en avant de la colonne et, seul, un puissant effort des muscles extenseurs peut amener la verticalité du corps.

Chez tous les autres primates, les conditions de statique du rachis sont exactement celles des quadrupèdes ; aussi avons-nous vu que, chez eux seulement, la vertèbre diaphragmatique était bien apparente.

II. — ÉTUDE DES MUSCLES

Malgré l'intérêt que suscite la comparaison des muscles spinaux de l'homme avec ceux des anthropoïdes et des autres primates, celle-ci n'a pour ainsi dire jamais été effectuée. Les dissections d'anthropoïdes ne font cependant plus défaut, mais la région dorsale est presque toujours négligée, les auteurs se bornant à signaler que les muscles sont analogues à ceux de l'homme. Ce n'est qu'au niveau de la nuque, où les muscles sont faciles à disséquer, que leurs insertions sont mieux spécifiées. Quant aux différences de volume, de rapports, c'est à peine si elles sont indiquées. D'autre part, une comparaison exacte nécessiterait la connaissance précise des dispositions humaines ; or on est étonné de voir à quel

point, chez l'homme, les descriptions des auteurs sont différentes. Une statistique indiquant quel est vraiment le type humain s'imposerait pour cette région si négligée des anatomistes.

Dans notre description des muscles de l'homme, nous nous appuierons essentiellement, outre de nombreuses dissections personnelles d'adultes et de fœtus de différents âges, sur les ouvrages classiques de POIRIER et d'EISLER. En outre, nous nous sommes servi du travail de LOTH, qui est une mise au point de tout ce que nous savons sur la myologie des races noires. En ce qui concerne les anthropoïdes, les seuls travaux qui nous aient vraiment fourni des renseignements, parce que faits à un point de vue comparatif très détaillé, sont ceux de VIRCHOW sur le chimpanzé. Ceux de KOHLBRUGGE sur le gibbon, de DUVERNOY et EISLER sur le gorille, et quelques autres, nous ont aussi fourni quelques données, mais très restreintes. Sur l'orang, nous ne savons presque rien.

Pour les autres singes, dont l'étude offre d'ailleurs beaucoup moins d'intérêt, la littérature anatomique est à peu près muette, exception faite des données de KOHLBRUGGE sur le semnopithèque, de VIRCHOW sur le cerco-pithèque et de quelques passages de MECKEL. Les lému-riens ont été beaucoup plus étudiés et les monographies de MILNE-EDWARDS et GRANDIDIER et de MURIE et MIVART sont celles que nous avons consultées avec le plus de fruit.

Parmi ces différents groupes, nous avons disséqué quatre individus :

<i>Famille des Lemuridæ</i>	Lemur catta L.
— <i>Hapalidæ</i>	Hapale penicilla E. Geoff.
— <i>Cercopithecidæ</i> . .	Cercopithecus nictitans L.
— <i>Anthropoïdæ</i> . .	Anthropopithecus troglodytes L.

§ I. RÉGION DORSO-LOMBAIRE. — a) *Systèmes de l'ilio-costalis et du longissimus*. — *M. erector spinæ*.

Homo. — Très puissant, ce complexe musculaire a une disposition analogue à celle des quadrupèdes, mais, d'une part, l'origine sur l'os iliaque est plus vaste, et, d'autre part, une grande partie des fibres naissent de la face postérieure du sacrum, car, vu l'absence de la queue, toute cette face passe au service des longs muscles dorsaux. Le tendon commun, puissant, mais relativement moins que chez les quadrupèdes, naît de l'ilion, des apophyses épineuses sacrées et de celles de L⁵⁻³. Une cloison, analogue à celle que nous avons décrite chez le chien, sépare le tout en deux portions, l'une externe, l'autre interne, qui se comportent comme chez cet animal. La portion externe (qui va au sommet des apophyses transverses des lombes et à la onzième côte) reçoit beaucoup plus de fibres iliaques que chez les quadrupèdes; ses faisceaux sont donc beaucoup plus longitudinaux qu'obliques. Pour TROLARD, POIRIER, KRAUSE, elle appartient au système de l'ilio-costalis. Cette interprétation nous semble confirmée par ce que nous avons dit précédemment (voir p.). Pour EISLER, VIRCHOW, elle fait partie du longissimus. La portion interne (qui va aux cinq apophyses transverses et styloïdes) se comporte comme chez le chien.

Dans l'ensemble, toute cette masse est extrêmement puissante (fig. 39), arrivant à masquer en grande partie sur le vivant la concavité lombaire. Par contre, chez les fœtus, elle est très réduite, beaucoup plus proportionnellement que chez les singes; c'est, qu'à ce moment, la courbure lombaire n'existe pas.

Anthropoïdæ. — TYSON, ainsi que GRATIOLET et ALIX

pour le chimpanzé, SOMMER pour le gorille, sont les seuls qui aient signalé que la masse commune était plus

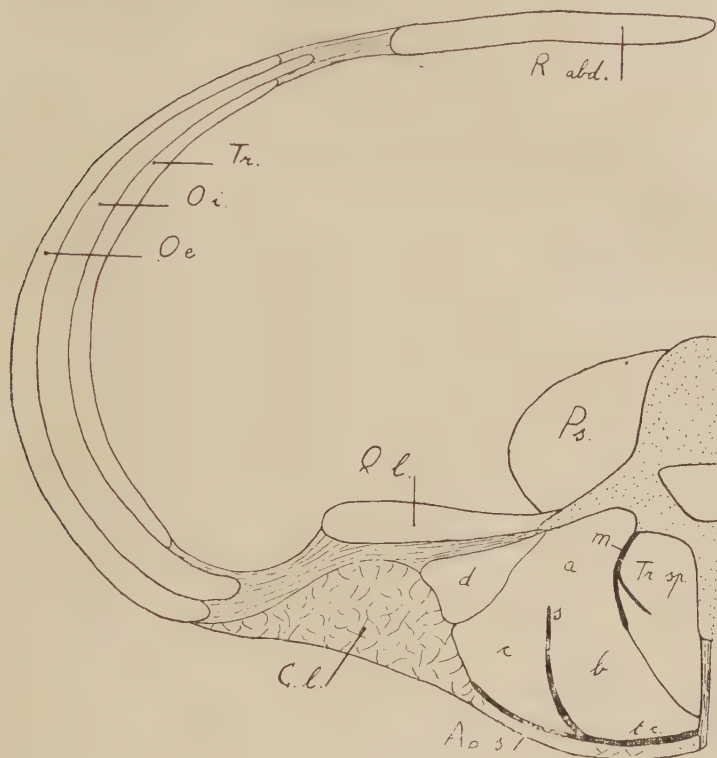


Fig. 39. — Coupe transversale du tronc d'homme adulte, au niveau de L¹², $\times \frac{1}{2}$ (Collections du laboratoire d'Anatomie de la Faculté de Médecine de Montpellier).

Tr. sp., m. transverso-spinalis ; — *m.*, tendon qui se détache de l'apophyse mamillaire et dont les deux branches de bifurcation donnent naissance à des fibres du transverso-spinalis ; — *l. c.*, tendon commun dont se détache une cloison sagittale, *s.*, qui s'enfonce dans l'erector spinæ, *a.*, et le subdivise partiellement en un faisceau externe, *c.*, et un interne, *b.* ; — *d.*, faisceau déjà isolé de l'erector spinæ, comprenant des fibres qui vont de l'ilion aux apophyses transverses lombaires et à la 12^e côte ; — *Ap. s.*, aponévrose lombaire superficielle ; — *C. l.*, coussinet adipeux lombaire latéral ; — *P. s.*, m. psoas ; — *Q. l.*, m. quadratus lumborum ; — *O. e.*, m. obliquus externus ; — *O. i.*, m. obliquus internus ; — *Tr.*, m. transversus ; — *R. abd.*, m. rectus abdominis.

faible que chez l'homme. Aucun autre auteur ne fait allusion à cette faiblesse que nous croyons devoir être

générale chez les anthropoïdes. La structure même de l'*erector spinæ* n'a été étudiée que par KOHLBRUGGE et VIRCHOW : dans l'ensemble il n'y a pas de différences notables avec l'homme, mais vu l'absence d'apophyses styloïdes, la portion interne n'a pas de faisceaux d'insertions tendineuses, et se fixe uniquement sur les apophyses transverses par de vastes lames charnues.

Catarrhina et *Platyrrhina*. — L'*erector spinæ* est notablement moins fort que chez l'homme (fig. 40), mais il est toujours plus long, vu l'étendue des lombes; il a le type des quadrupèdes. Comme chez ceux-ci, un *longissimus caudæ* se glisse tout le long de sa face interne. En outre, les faisceaux iliaques sont moins étendus que chez l'homme. Chez *Semnopithecus*, KOHLBRUGGE avance que les fibres externes du muscle se terminent sur l'aponévrose qui le sépare du *quadratus lumborum*. L'étude du *Cercopithecus* montre, qu'en réalité, elles s'insèrent comme toujours au sommet des apophyses transverses; la seule différence est que cette insertion se fait par un plan tendineux profond.

Chez les *Prosimiae*, l'étude de *Lemur catta* montre un aspect absolument identique à celui du chien.

M. ilio-costalis dorsi (*Sacro-lumbalis*, *lumbo-costalis*).

Homo. — Il fait suite au faisceau externe de l'*erector spinæ* et presque toutes ses fibres viennent de l'os iliaque; seules, quelques-unes naissent des apophyses épineuses sacrées par l'intermédiaire du tendon commun; cette origine est donc très différente de celle de la plupart des quadrupèdes. Le muscle monte tout le long du dos, constamment renforcé par des faisceaux nés des côtes. Les fibres qui viennent de l'os iliaque (*ilio-costalis*

proprement dit de LUSCHKA, ilio-costalis lumborum de HENLE) se terminent sur les six à huit dernières côtes. Celles nées des faisceaux de renforcements costaux pos-

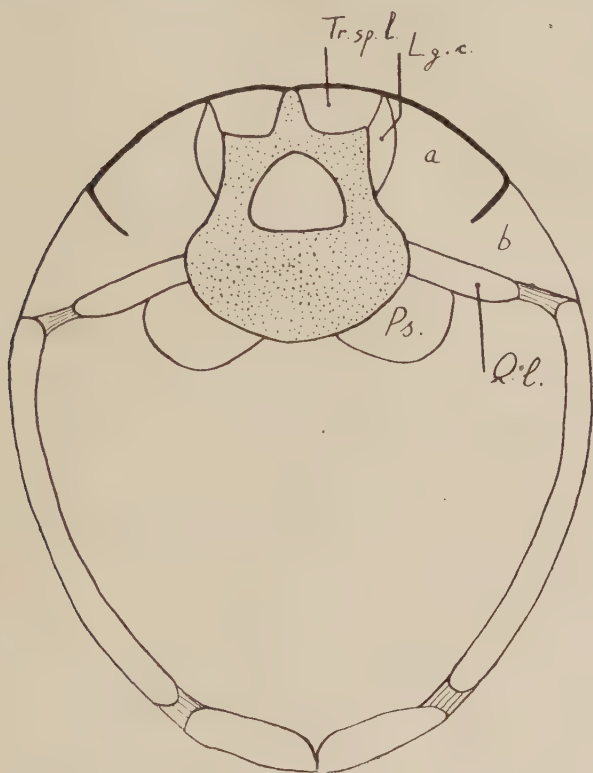


Fig. 40. — Coupe transversale du tronc de *Cercopithecus sabæus*,
au niveau de L^4 , $\times 1 \frac{1}{3}$.

Tr. sp. l., m. transverso-spinalis lumborum (multifidus); — *Lg. c.*, faisceaux d'origine du longissimus caudæ; — *a*, faisceau interne et *b*, faisceau externe, de l'erector spinæ (le trait épais indique le tendon commun); — *Q. l.*, m. quadratus lumborum; — *Ps.*, m. psoas.

térieurs (costalis de LUSCHKA, ilio-costalis dorsi de HENLE) vont aux côtes antérieures. Celles nées des côtes antérieures forment l'ilio-costalis cervicis (voir plus loin).

Tout ce muscle est toujours étroit; un septum dans

lequel cheminent les nerfs cutanés dorsaux externes le sépare du longissimus. Chez les fœtus, le muscle est relativement beaucoup plus large : c'est ainsi que, chez un fœtus de 56 millimètres (vertex-coccyx), sa largeur en projection au niveau de la septième côte était les $\frac{2}{5}$ de la moitié (droite) de l'épisome, alors que, chez un fœtus à terme, elle n'était plus que $\frac{2}{7}$, et $\frac{2}{8}$ chez l'adulte.

Anthropoïdeæ. — Ici aussi, l'origine postérieure du muscle est surtout iliaque. Chez notre chimpanzé, les fibres allant aux trois dernières côtes (treize à onze) viennent de la portion externe de l'erector spinae. En avant d'elles, l'ilio-costalis proprement dit, recevant à peine quelques fibres du tendon commun, va, par de longs tendons, aux côtes dix à six. Ses faisceaux de renforcement naissent des côtes douze à six et vont aux côtes cinq à un. Chez les deux chimpanzés de VIRCHOW, et chez celui de GRATIOLET et ALIX, la disposition est à peu près semblable.

Catarrhina et *Platyrrhina*. — Nous retombons de suite dans le type quadrupède, c'est-à-dire que l'ilio-costalis n'a pour ainsi dire plus d'origine sur l'os iliaque (sauf peut-être chez *Semnopithecus* de KOHLBRUGGE), mais naît essentiellement du tendon commun et, par l'intermédiaire de celui-ci, des apophyses épineuses lombaires. Nous avons vérifié cette disposition sur *Cercopithecus* et sur *Hapale*; elle existait également chez *L. catta*, parmi les *Prosimiæ*. D'une façon générale, ces fibres postérieures n'embrassent, dans les trois groupes, que les quatre ou cinq dernières côtes.

M. longissimus dorsi.

Homo. — Les fibres de ce très gros muscle provien-

minent essentiellement du tendon commun; elles se ter-

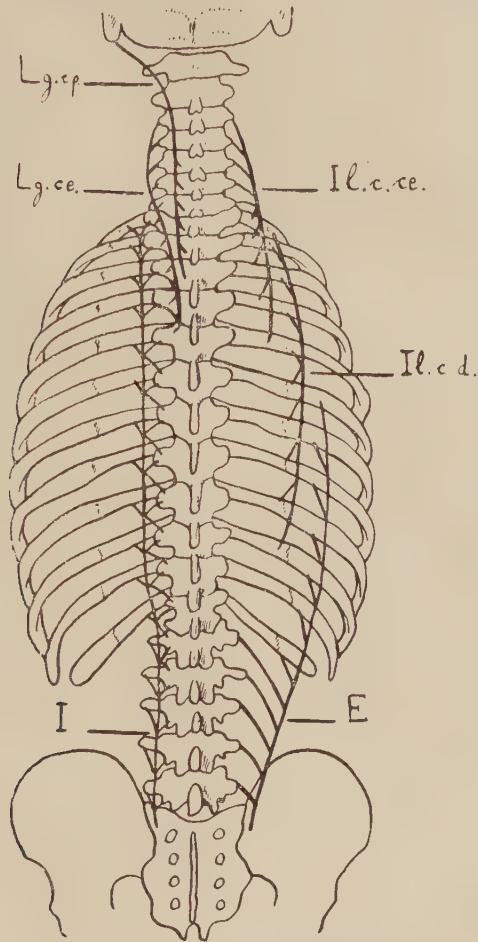


Fig. 41. — Schéma des longs muscles spinaux de l'homme.

E, faisceau externe de l'erector spinæ se continuant par l'ilio-costalis lumborum ; — *Il. c. d.*, m. ilio-costalis dorsi ; — *Il. c. ce.*, m. ilio-costalis cervicis ; — *I*, faisceau interne de l'erector spinæ se continuant par le longissimus dorsi (les faisceaux d'origine épineuse ne sont pas représentés; seuls le sont les faisceaux d'origine mamillaire) ; — *Lg. ce*, m. longissimus cervicis ; — *Lg. cp.*, m. longissimus capitis (ses origines sont dessinées trop en dedans).

minent par douze faisceaux externes, charnus, sur les douze côtes et par douze internes, tendineux, sur les

apophyses styloïdes rudimentaires de D^{12} et D^{11} et le sommet des apophyses transverses de D^{10-1} .

Le muscle est renforcé par un certain nombre de faisceaux qui naissent : 1° des apophyses mamillaires de L^2 à D^{11} ; 2° des apophyses transverses de D^{10} à D^6 ; ces derniers faisceaux proviennent d'autant de tendons qui, d'autre part, donnent naissance au semi-spinalis et au transverso-spinalis capitis. A cela se limite l'union des deux systèmes du longissimus et du semi-spinalis, qui est donc beaucoup moins étroite que chez les quadrupèdes. Par contre, nous verrons que le système du spinalis est intimement uni au longissimus par l'intermédiaire de son tendon commun.

Anthropoïdæ. — La disposition du chimpanzé se rapproche beaucoup de celle de l'homme, mais les faisceaux de renforcement lombaires sont plus unis au transverso-spinalis. Chez *Hylobates syndactylus*, ces faisceaux feraient défaut alors qu'ils existent chez *H. agilis* (KOHLEBRUGGE). Cette absence serait un fait tellement exceptionnel parmi les mammifères que nous pensons que l'auteur est tombé sur un cas anormal.

Catarrhina et Platyrrhina. — Le tendon commun prend plus d'extension que chez l'homme et son origine remonte jusqu'à la première vertèbre postdiaphragmatique (généralement D^{12} ou D^{11}); les faisceaux de renforcement, nés de toutes les apophyses mamillaires de la région postdiaphragmatique, sont confondus avec le semi-spinalis; donc le type des quadrupèdes s'établit. Il en est de même chez les *Prosimiæ*.

Mm. mamillo-styloïdei. — Très réduits et ne traversant d'habitude qu'un, au maximum deux, espaces intervertébraux, ces muscles existent chez l'homme où VIRCHOW

les a décrits comme muscles mamillo-accessorii. On les trouve tout le long des lombes. Les classiques les confondent habituellement dans l'ensemble hétérogène qu'ils appellent : Intertransversarii lombales mediales. Or, cet ensemble comprend, comme l'a montré VIRCHOW chez l'homme, quatre formations : 1° les muscles intermamillaires ; ils appartiennent au transverso-spinalis avec lequel nous les étudierons ; — 2° les muscles mamillo-styloïdei ; VIRCHOW les classe comme intermédiaires au transverso-spinalis et au longissimus ; mais l'étude des quadrupèdes nous a montré qu'ils appartenaient certainement à ce dernier ; — 3° les muscles interstyloïdei (interaccessorii de VIRCHOW). Ce sont de petits faisceaux qui n'avaient pas d'équivalents chez les quadrupèdes et dont l'existence chez l'homme est, peut-être, en rapport avec l'atrophie du longissimus caudæ. Nous les classons aussi dans le système du longissimus ; — 4° les muscles styloïdeo-tendinosi ; pour nous, ce sont des faisceaux des précédents qu'isole simplement leur partiel transfert sur un tendon du longissimus ; ils ne méritent pas de former un système à part.

Ce qui précède nous montre donc que les soi-disants « intertransversales lombales mediales, seu posteriores » doivent disparaître de la nomenclature anatomique.

Chez le chimpanzé, les muscles mamillo-styloïdei font défaut. Chez Cercopithecus, ils sont très nets, existant jusqu'à D¹⁰ (vertèbre diaphragmatique) et sautant un, deux ou trois espaces ; de même chez Hapale. Chez Lemur, ils sont forts et proviennent des apophyses mamillaires L⁶⁻¹ et C¹³⁻¹⁴.

Mm. intertransversarii dorsi. — Seul celui qui unit les deux premières apophyses transverses du dos est dif-

férencié chez l'homme. Ceux qu'on décrit de D^{10} à D^{12} sont, en réalité, des intermamillares. Même disposition chez le gorille (SOMMER). Chez les autres singes, nous n'avons pas vu ces muscles ; mais ils existaient tout le long du dos, quoique petits, chez *Lemur catta*. Ils feraient défaut chez *Perodicticus* (V. CAMPEN).

b) *Système du transverso-spinalis*. — *M. spinalis dorsi*.

Homo. — Il naît du sommet des apophyses épineuses des deux dernières dorsales et des deux premières lombaires et se termine sur les épines de D^9 à D^2 . L'origine du muscle se fait par quatre longs tendons : or, ceux qui viennent de L^{2-1} donnent aussi naissance en dehors aux fibres du longissimus ; ceux de D^{12-11} , sans donner naissance à ce dernier, lui adhèrent. De là vient qu'un très grand nombre d'auteurs décrivent le spinalis de l'homme comme une partie du longissimus. Physiologiquement, cette conception nous semble exacte, mais, anatomiquement, l'innervation s'y oppose.

Chez les fœtus, l'origine du spinalis tend à s'isoler du longissimus, mais sa terminaison se confond avec le semi-spinalis dorsi.

Anthropoïdeæ. — Chez notre chimpanzé, le spinalis naît des épines de D^{13-10} et va à D^{9-2} . Sur les deux spécimens de VIRCHOW, il monte plus haut que chez l'homme et atteint C^7 . Il semble aussi être plus uni au semi-spinalis. Chez le gorille, il va de D^{12-11} à toutes les apophyses épineuses antérieures, jusqu'à D^3 (DUVERNOY). Chez le gibbon, il monte jusqu'à L^1 et est très difficile à isoler (KOHLEBRUGGE).

Catarrhina et Platyrrhina. — Chez notre Cercopithecus, le muscle va de D^{12-10} à D^{9-2} ; il est à peu près insépa-

rable du semi-spinalis ; il monte jusqu'à C⁷ sur le spécimen de VIRCHOW. Chez Hapale, nous n'avons pu le disséquer.

Prosimiæ. — La disposition est encore plus celle des quadrupèdes c'est-à-dire que les fibres du tendon commun qui donnent naissance aux faisceaux épineux, proviennent à la fois des apophyses mamillaires et des épineuses, de sorte qu'il est impossible de différencier ce qui est le spinalis et ce qui est le semi-spinalis : Chiromys (ZUCKERKANDL), Indrisinæ (GRANDIDIER et MILNE-EDWARDS), Lemur catta. Chez le Perodicticus, ces deux muscles semblent faire défaut (V. CAMPEN).

M. semi-spinalis dorsi et cervicis.

Homo. — Le premier naît des apophyses mamillaires D¹²⁻¹¹ et du bord antérieur du sommet des apophyses transverses D¹⁰⁻⁶ par des tendons, unis sur un très court trajet à ceux qui vont renforcer le longissimus. Sautant cinq à sept vertèbres, les faisceaux du muscle vont aux apophyses épineuses depuis D⁴ jusqu'à C⁶. Continuant cette série, le semi-spinalis cervicis va des apophyses transverses de D⁶ à D³ aux apophyses épineuses de C⁵ à C². Profondément, ces muscles sont, sauf à la partie antérieure du cou, bien isolés du multifidus que recouvre un fascia propre.

Anthropoideæ. — Chez le chimpanzé, les deux muscles, fusionnés, vont des apophyses de D¹⁰ à D¹ aux apophyses épineuses de D⁷ à C² (VIRCHOW). Chez le chimpanzé de GRATIOLET, le premier muscle va de D¹⁰⁻⁷ à D⁹⁻¹ et C⁷⁻⁵, le deuxième de D³⁻¹ et C⁷⁻⁵ à C². Chez le gorille, l'axis recevrait neuf faisceaux venant de C³⁻⁷ et D¹⁻¹ ; chez l'orang, sept seulement, jusqu'à D³ (DUVERNOY). Mais, dans ces faisceaux, l'auteur comprend probablement aussi ceux

du multifidus. Chez le gibbon, le semi-spinalis cervicis va de D^{6-2} à C^{6-2} , le semi-spinalis dorsi est uni au spinalis et au longissimus.

Catarrhina et *Platyrrhina*. — Chez *Cercopithecus*, le muscle provient de la face interne des longs tendons, qui, par leur face externe, donnent les fibres du longissimus et naissent des apophyses mamillaires (ou de leurs représentants au dos) de L^2 à D^6 (VIRCHOW les fait monter jusqu'à C^4). Les faisceaux du muscle, très courts, s'implantent obliquement sur ces tendons et forment des plans superposés dont le dernier aboutit à l'axis. Même disposition chez *Hapale*.

Prosimiæ. — Même chose encore chez *Lemur* où la fusion du semi-spinalis dorsi au spinalis et au longissimus est identique à celle des carnivores. Le semi-spinalis cervicis est plus indépendant.

M. multifidus lumborum et dorsi.

Homo. — Ce muscle est très différemment compris suivant les auteurs. Le schéma de VIRCHOW, qui correspond à ce que nous avons décrit pour le chien, nous paraît être le plus exact. Donc, au dos, ce muscle est composé de deux couches, faites chacune de deux séries de deux faisceaux; aux lombes, les faisceaux sont tous intriqués et chaque apophyse épineuse en reçoit cinq ou six. La description de TROLARD et POIRIER, qui n'admettent que deux faisceaux par vertèbre, est notoirement insuffisante.

Ce qu'il importe surtout de noter, c'est la force du multifidus lumborum qui prend sur la face postérieure du sacrum une énorme origine et occupe aux lombes une gouttière beaucoup plus large que chez les quadrupèdes.

De plus, et comme nous l'avions vu en ostéologie, cette gouttière ne va pas en se rétrécissant : le muscle garde donc sa largeur jusqu'au dos.

Anthropoïdeæ. — Sur notre chimpanzé, comme chez ceux de VIRCHOW, la disposition est très comparable à celle de l'homme ; il n'existe pas d'autres descriptions.

Chez les *autres primates*, le multifidus lumborum est étroit, comme chez tous les quadrupèdes.

Mm. rotatores dorsi.

Nous avons exposé ici précédemment comment nous comprenions ces muscles. Ils sont au nombre de dix chez l'homme. Chez le chimpanzé, ils sont onze : le dernier va de D¹² à D¹¹. Ils manqueraient chez le gibbon, d'après KOHLBRUGGE, mais cette absence nous paraît douteuse.

Chez Hapale, Cercopithecus, Lemur, nous les avons toujours trouvés, occupant toute la région prédiaphragmatique du dos.

Mm. interspinales.

Chez l'homme, ils n'existent qu'aux lombes où ils sont bien développés. Un, inconstant, va de D¹² à D¹¹. Rarement il en existe entre les deux ou trois premières dorsales. Chez le gorille (SOMMER) et le chimpanzé ils sont comparables à l'homme. Chez le gibbon, ils s'étendraient tout le long du dos (KOHLBRUGGE). Chez Cercopithecus, Semnopithecus, Hapale, ils existent du sacrum à la vertèbre diaphragmatique. Chez Lemur, ils sont inséparables du multifidus lumborum.

Mm. intermamillares.

Les données de l'anatomie comparée nous forcent, avec VIRCHOW, et contrairement à EISLER, à rattacher ces muscles au système du transverso-spinalis. Chez l'homme,

le chimpanzé, le cercopithèque et l'hapale, nous les voyons depuis le sacrum jusqu'à la vertèbre diaphragmatique. De même KOHLBRUGGE, chez le semnopithèque, mais ils feraient défaut chez le gibbon. Il est probable que, chez celui-ci, comme chez notre Lemur, ils étaient inséparables du multifidus.

§ 2. RÉGION CERVICALE. — a) *Système de l'ilio-costalis.*

M. ilio-costalis cervicis (Cervicalis ascendens seu descendens ; transversaire grêle de WINSLOW).

Homo. — Ce muscle s'étend des cinq ou six premières côtes aux cinq dernières cervicales. Très souvent, le faisceau de C³ ferait défaut et LE DOUBLE dit avoir vu deux fois (sur combien ?) manquer le faisceau de C¹. Chez le nègre, sur six cas décrits, le faisceau supérieur atteignait : une fois C¹, une fois C², une fois C³, deux fois C⁴, une fois C⁶ (LOTH). Les statistiques n'ayant pas été établies pour le blanc, on ne peut comparer.

L'innervation est assurée par les nerfs D¹⁻², parfois C⁸ (EISLER). Récemment, KUSNITZKY a signalé en plus C⁴⁻⁷.

Anthropoïdæ. — Le muscle existe chez les quatre genres. Chez le gorille, il atteint C⁴ (SOMMER), C⁴⁻³ (EISLER) ou seulement C⁶ (DUVERNOY). Chez le chimpanzé, il atteint C³ (GRATIOLET) ou C⁴ (VIRCHOW et nous-même). Chez le gibbon, C³ ou C⁴ (KOHLBRUGGE). Chez l'orang, CUVIER signale son existence, sans spécifier les insertions.

Catarrhina et *Platyrrhina.* — Le muscle n'existe pas et l'ilio-costalis dorsi atteint C⁷ : *Semnopithecus* (KOHLBRUGGE), notre *Cercopithecus* et Hapale, ou C⁶ : *Cercopithecus* de VIRCHOW. Il existerait cependant chez *Ateles*, dit CUVIER.

Prosimiæ. — Le muscle fait défaut chez *Tarsius* (BUR-

MEISTER)¹, Galago (MURIE et MIVART), Chiromys (ZUCKERKANDL) et Lemur : l'ilio-costalis dorsi va à C¹. Chez Perodicticus (V. CAMPEN) et les Indrisinæ (GRANDIDIER) un faisceau atteindrait C⁶.

b) *Système du longissimus.*

M. splenius.

Homo. — L'origine du splenius s'étend du bord libre du septum nuchal au niveau de C³ jusqu'à la cinquième ou sixième apophyse épineuse dorsale. L'insertion se fait sur l'apophyse mastoïde et le tiers externe de la ligne courbe occipitale (splenius capitis), ainsi que sur les apophyses transverses de C¹⁻², et parfois C³ (splenius cervicis).

Chez le nègre, le faisceau allant à C³ serait plus fréquent que chez l'européen (LOTH).

Le splenius est innervé par les branches externes des nerfs dorso-cervicaux deux à quatre. Parfois s'adjoignent des rameaux de C¹ et de C⁵ (aussi C⁶⁻⁸ pour KUSNITZKY).

Anthropoïdeæ. — Chez eux, comme chez tous les singes, l'insertion du splenius s'étend beaucoup plus en dedans que chez l'homme et atteint en général la ligne médiane. En outre, le muscle est plus épais et plus fort. Le splenius colli va à C¹⁻³ chez le gorille (cinq exemplaires), sauf du côté gauche sur le gorille de SOMMER où il n'allait qu'à C¹. Sur six chimpanzés, on a trois fois l'insertion sur C¹⁻², deux fois sur C¹⁻³ (un cas de VIRCHOW et nous-même), et une fois (MACALISTER) sur C¹⁻⁴. Sur C¹⁻² aussi, chez le gibbon (KOHLEBRUGGE). Chez le gorille d'EISLER, le muscle est innervé par C¹⁻³, par C²⁻⁴ chez notre chimpanzé.

Catarrhina. — Ce muscle a le type de celui des carni-

1. Le muscle que décrit BURMEISTER sous le nom de cervicalis ascendens, est, en réalité, un faisceau du semi-spinalis cervicis.

vores ; le spl. colli fait défaut : Papio (MECKEL), Semnopithecus (KOHLEBRUGGE), notre Cercopithecus. Il existait, allant à C^{1-2} , chez le Cercopithecus de VIRCHOW.

Platyrrhina. — Il existe un spl. colli allant à : C^1 chez Cebus, C^{1-2} chez Ateles (MECKEL), C^{1-3} chez notre Hapale.

Prosimiæ. — Le spl. colli est très variable comme aspect. Chez Indris (MILNE-EDWARDS et GRANDIDIER), il va à C^{1-5} ; chez Lemur à C^{1-4} ou C^{1-3} (MURIE et MIVART, notre exemplaire), ou C^{1-2} (MECKEL) ; chez Perodicticus à C^1 (V. CAMPEN). Il fait défaut chez Loris et Tarsiüs (MECKEL). Nycticebus, Galago et Chiromys (MURIE et MIVART, ZUCKERKANDL). Le Tarsiüs de MURIE et MIVART avait un faisceau allant à C^1 .

Mm. longissimus cervicis et capitis.

Homo. — Le longissimus cervicis (transversarius cervicis) naît des cinq ou six premières apophyses transverses du dos et va aux cinq ou six dernières apophyses transverses du cou. Le longissimus capitis (trachelomastoïdeus, complexus minor) naît de la base des apophyses transverses D^{3-4} et des apophyses articulaires postérieures C^{7-8} et va, par un tendon, à l'apophyse mastoïde ; souvent, il reçoit un faisceau du longissimus dorsi ou du long. cervicis. Anormalement, on a décrit un muscle allant des apophyses transverses D^{2-4} et C^{7-8} à l'apophyse transverse de l'atlas ; c'est le transversus cervicis posticus minor de LUSCHKA. Il correspond au longissimus atlantis des quadrupèdes.

Ces muscles sont innervés par les branches dorsales externes des nerfs cervicaux et des premiers nerfs thoraciques.

Anthropoïdæ. — Le longissimus cervicis semble monter

plus haut que chez l'homme. Il s'insérerait à C^{1-7} (SOMMER) ou C^{1-4} (DUVERNOY) chez le gorille ; à C^{3-6} (VIRCHOW) ou C^{1-7} (GRATIOLET, nous-même) chez le chimpanzé ; à C^{1-6} chez le gibbon (KÖHLBRUGGE). Le longissimus capitis est plus fort que chez l'homme et son insertion crânienne gagne, en dedans, l'occipital. Son origine semble descendre cependant moins bas : D^2 (MACALISTER, nous-même) ou C^7 (GRATIOLET) pour le chimpanzé, D^2 ou D^3 pour le gibbon. MACALISTER, chez le chimpanzé, a observé un muscle surnuméraire allant de C^{2-4} à l'apophyse mastoïde : c'est un dédoublement du muscle normal. EISLER, sur le gorille, a vu un longissimus atlantis.

Catarrhina et Platyrrhina. — Le longissimus cervicis est beaucoup moins isolé du longissimus dorsi que chez les précédents. Le long. capitis est bien développé. Chez *Semnopithecus*, KÖHLBRUGGE, et VIRCHOW chez *Cercopithecus*, ont constaté un longissimus atlantis.

Prosimiæ. — C'est tout à fait le type des quadrupèdes, mais le longissimus atlantis n'a été signalé que chez *Tarsius* (BÜRMEISTER). Chez *Lemur catta*, nous avons trouvé un muscle surnuméraire allant de C^{5-4} à C^2 et indépendant des deux normaux.

Mm. intertransversarii dorsales cervicis.

Homo. — Tendus entre les tubercules postérieurs des apophyses transverses, ils débutent entre l'atlas et l'axis et finissent entre C^7 et la première côte. En dehors d'eux, et à peine séparables, s'étendent les *intertransversarii laterales* qui sont, comme eux, logés entre les tubercules postérieurs des apophyses transverses, mais sont innervés par le nerf ventral (EISLER).

Ces muscles sont innervés par les rameaux externes

des nerfs dorso-cervicaux correspondants, et non par les nerfs ventraux comme l'avait cru LICKLEY.

Anthropoïdæ. — SOMMER, sur le gorille, et GRATIOLET, sur le chimpanzé, disent que ces muscles sont semblables à ceux de l'homme. VIRCHOW les a probablement confondus avec les Mm. laterales; car il dit que, chez le chimpanzé, ils se rattachent au système des scalènes.

Catarrhina, Platyrrhina et Prosimiæ. — Nous avons retrouvé ces muscles, plus petits relativement que chez l'homme, chez *Cercopithecus* et *Lemur*. On les a signalés chez *Semnopithecus* (236), *Chiromys* (261), *Perodicticus* (221). Chez *Hapale*, nous ne pouvons affirmer leur existence.

c) *Système du transverso-spinalis.*

M. transverso-spinalis capitis (semi-spinalis capitis, complexus major, transverso-occipitalis).

Homo. — Il naît des apophyses transverses D⁶⁻¹ et des apophyses articulaires postérieures C⁷⁻³ et se dirige en avant vers l'occipital où il s'insère. La portion interne (biventer), venant des cinq à six dernières vertèbres, est plus ou moins isolée; elle offre un tendon intermédiaire appliqué contre l'apophyse épineuse de C⁷; plus haut, elle a une intersection aponévrotique qui se prolonge, en dehors, sur la portion externe. Souvent, cette portion interne a deux ou trois origines supplémentaires sur les apophyses épineuses des premières dorsales ou de C⁷. D'autres fois, le muscle reçoit un faisceau venant du longissimus ou du spinalis dorsi.

Chez le nègre, il n'y a, habituellement, qu'un seul faisceau de renforcement épineux, et sa provenance est très

variable. De plus, il existe certains changements dans les origines transversaires (Loth).

Ce muscle est innervé par les trois ou quatre premiers nerfs cervicaux. Pour EISLER, les branches internes et externes de ces nerfs participeraient à l'innervation ; de même pour KUSNITZKY.

Anthropoïdæ. — Le muscle est plus fort que chez l'homme et habituellement divisé en ses deux faisceaux. Son origine atteint C^3 en avant ; en arrière, elle atteint D^4 (notre spécimen), D^3 (VIRCHOW, un spécimen) ou D^5 (VIRCHOW, GRATIOLET) ; elle s'étend de D^3 à C^4 chez le gorille (227), D^4 à C^2 (235) chez le gibbon. Les intersections peuvent être absentes : gorille (228), gibbon (235), ou bien il y en a une : gorille (251), chimpanzé (231) ; sur notre spécimen, c'était plutôt un tendon intermédiaire, longeant la septième apophyse épineuse.

Les origines épineuses ont été signalées sur le chimpanzé : elles provenaient de D^{3-1} et C^6 à droite, D^{2-1} et C^7 à gauche sur un spécimen de VIRCHOW ; de D^4 à C^7 sur le second spécimen. Chez le chimpanzé de GRATIOLET et ALIX, un faisceau accessoire venait du ligament cervical.

Catarrhina et Platyrrhina. — L'origine s'étend de D^5 à C^2 chez *Semnopithecus* et *Cercopithecus*, de D^7 à C^3 chez *Hapale*. Chez tous, les intersections font défaut, de même chez *Macacus inuus* (227). LECHE, après MECKEL, dit que, chez les singes, les deux faisceaux du complexe sont soudés ; pour nous, ils sont bien séparés comme chez la plupart des quadrupèdes.

Prosimiæ. — Le muscle, toujours dédoublé, a tout fait le type des quadrupèdes ; les intersections manqueraient généralement : *Tarsius*, *Chiromys*, *Indris*, *Nycticebus*, *Galago*, *Loris* ; nous les avons vues cependant

chez *Lemur catta* et VAN CAMPEN chez *Perodicticus*. L'origine du muscle descend habituellement jusqu'à D^6 , mais peut atteindre D^8 : *Galago allenii* (249). Une origine épineuse, inconstante, existerait chez les *Indrisinae* (247) ; sur *Lemur catta*, nous avons vu un faisceau naître du septum nuchal au niveau de C^5 .

M. spinalis cervicis (et *capitis*).

Homo. — Petit muscle inconstant et souvent asymétrique, il s'étend des apophyses épineuses D^{2-4} et C^{7-8} à celles de C^{3-2} . En avant de lui on a parfois trouvé quelques faisceaux allant des épines des dernières cervicales ou des premières dorsales à l'occipital ou au grand complexus (GEGENBAUR). Ces faisceaux représentent l'ébauche d'un *spinalis capitis*. Il semble que celui-ci soit habituellement représenté par les deux ou trois digitations que le transverso-spinalis capitis reçoit des apophyses épineuses. Aucune statistique sur la disposition exacte de ce système chez l'homme n'existe d'ailleurs.

Anthropoïdæ. — Chez le gorille, le *spinalis cervicis* est variable : de D^2 à C^3 (228) ; un faisceau de C^5 à C^3 et un de C^1 à C^2 (227). Chez l'orang, il fait défaut (227) ; chez le chimpanzé, GRATIOLET voit un faisceau allant de C^{7-4} à C^2 ; d'après VIRCHOW, ce muscle est soudé au transverso-spinalis capitis. Chez le gibbon, il est complètement uni au semi-spinalis (235).

Le *spinalis capitis* n'a été signalé que par EISLER, sur le gorille, d'un seul côté : né de C^3 et du septum nuchal, il allait à l'occipital en longeant la ligne médiane.

Catarrhina et *Platyrrhina*. — Nous avons vainement cherché ce muscle chez *Hapale* et *Cercopithecus*. Chez *Semnopithecus*, il naît de D^1 et du *spinalis dorsi* et va à

C⁶⁻² (236). Chez son *Cercopithecus*, VIRCHOW décrit un faisceau allant de D²⁻¹ à C⁷⁻³.

Prosimiæ. — Chez *Perodicticus*, il existerait quelques faisceaux allant des apophyses épineuses inférieures aux supérieures (221). Chez *L. catta*, le *spinalis*, bien développé, naît de C⁷, s'attache en passant à C⁶⁻⁴, et aboutit à C²; il rappelle tout à fait le *spinalis* du chien.

M. multifidus cervicis.

Chez tous les Primates, ce muscle est identique à celui des quadrupèdes. Au-dessus de lui s'étend un *semi-spinalis cervicis* que nous avons cru préférable de décrire avec les muscles du dos. La couche la plus profonde du multifidus, faite de faisceaux courts et légèrement obliques, correspond aux *Mm. interarticulares* du chien.

Mm. interspinales cervicis.

Homo. — Ils sont bien développés et s'étendent de la première dorsale à l'axis.

Anthropoïdæ. — Chez le gorille, EISLER les trouve de C⁷ à C², de même SOMMER; DUVERNOY n'en voit que deux, l'un pour C³⁻³ et l'autre pour C³⁻⁴. Chez le gibbon, ces muscles existent aussi (235); chez l'orang, ils sont absents (227); de même chez notre chimpanzé, un de ceux de VIRCHOW et celui de TYSON. Mais GRATIOLET voit un petit faisceau entre C²⁻³ et VIRCHOW, sur son deuxième exemplaire, décrit quatre muscles à droite et sept à gauche.

Catarrhina et *Platyrrhina*. — Ces muscles font défaut sur *Hapale* et *Cercopithecus* ainsi que chez *Semnopithecus* (235) et *Macacus inuus* (227).

Prosimiæ. — Ils existent chez *L. catta*, seraient forts chez les *Indrisinæ* (247), mais peu nets chez *Perodicticus* (221).

Mm. suboccipitales.

Ces muscles sont à peu près identiques chez tous les Primates ; ils sont beaucoup moins forts que chez les ongulés et surtout les carnivores ce que l'on pouvait déjà déduire du faible volume de l'axis. Chez les nègres, ils seraient dans l'ensemble plus puissants que chez les blancs (LOTH). Parmi les anthropoïdes, le gorille est le seul où les muscles soient plus développés, surtout l'obliquus caudalis. Parmi les Prosimiæ, le Chiromys diffère des autres primates par le grand développement de l'obliquus caudalis et du rectus major ; de plus, ce dernier muscle est dédoublé, comme c'était le cas chez les carnivores (ALIX, ZUCKERKANDL). Le lemur que représente la figure de CUVIER et LAURILLARD semble aussi avoir un rectus major double ; mais les dissections de MURIE et MIVART, comme les nôtres, contredisent ce fait. Chez Galago crassicaudata, le rectus major aurait un faisceau externe surnuméraire (249).

M. atlantico-mastoïdeus GRÜBER (rectus lateralis accessorius de WINSLOW ; atloïdo-mastoïdien de TESTUT). C'est un muscle qui n'existe chez l'homme qu'une fois sur quatre (TESTUT) ; il se porte de l'apophyse transverse de l'atlas à l'apophyse mastoïde. WINSLOW, GRÜBER, TESTUT, le rattachent au rectus lateralis ; mais son innervation par la branche dorsale de C¹ montre qu'il appartient aux muscles dorsaux (EISLER). C'est probablement un dérivé de l'obliquus cranialis. Ce muscle a été retrouvé chez le gorille par SOMMER, EISLER et DENIKER. C'est probablement lui que GRATIOLET et ALIX décrivent chez le chimpanzé comme un faisceau mastoïdien du grand oblique. Ni chez les autres anthropoïdes, ni chez les autres primates, il n'a été signalé.

§ 3. RÉGION CAUDALE. — *Homo*. — Les classiques décrivent habituellement, à la face postérieure de l'articulation sacro-coccygienne, un petit muscle inconstant, le *sacro-coccygeus posterior*. Pour JACOBI et BLUM, il n'existerait que 2,7 p. 100. Mais LARTSCHNEIDER a montré que la présence de faisceaux musculaires à ce niveau était beaucoup plus fréquente. Suivant leur position, il les systématise en trois muscles qu'il homologue aux muscles dorsaux des mammifères à queue. L'*extensor caudæ medialis*, qui représente le multifidus, existerait 61 p. 100. L'*extensor lateralis*, qui représente notre longissimus caudæ, existerait 48 p. 100. L'*abductor caudæ dorsalis* existerait 87 p. 100. Seule, l'innervation pourrait nous fixer exactement sur la valeur des trois muscles que décrit LARTSCHNEIDER, mais celle-ci est inconnue.

Chez les embryons, il n'y aurait pas de muscles mieux développés d'après JACOBI. Cependant, quand on examine la figure de BARDEEN et LEWIS qui représente la reconstruction d'un embryon de 11 millimètres on constate que la masse spinale s'étend, par-dessus le sacrum, jusque sur le coccyx, en un tractus musculaire encore continu.

Anthropoïdeæ. — Chez l'orang et le chimpanzé, aucun muscle n'est apparent. Chez le gibbon, DENIKER signale un petit faisceau que ne voit pas KOHLBRUGGE.

Catarrhina et Platyrrhina. — C'est absolument la disposition des quadrupèdes, avec les trois muscles longs que nous avons décrits chez le chien. Le longissimus caudæ débute à D¹² chez *Semnopithecus*, à L² chez *Cercopithecus* et *Hapale*. La portion charnue s'étend assez loin chez le dernier. LARTSCHNEIDER a étudié ce muscle chez *Papio hamadryas*, mais a cru, à tort, que ses tendons aboutissaient aux apophyses transverses, ayant pris pour celles-

ci les apophyses mamillaires. De plus, il a pensé que ce muscle était une formation nouvelle, alors qu'indiscutablement c'est la suite du longissimus. Le multifidus caudæ va jusque près de la fin de la queue et unit, comme toujours, les apophyses épineuses aux mamillaires. C'est à tort que KOHLBRUGGE, prenant l'apophyse épineuse pour une apophyse articulaire, le décrit chez *Semnopithecus* comme un muscle interarticulaire. L'*abductor caudæ dorsalis* naît de l'ilion, du sacrum et des apophyses transverses des trois premières caudales, et va aux apophyses transverses des quatrième et cinquième caudales chez *Semnopithecus* ; il va de l'ilion aux apophyses transverses des cinq premières caudales chez *Cercopithecus*, des cinquième et sixième caudales chez *Hapale*. Il est toujours mieux développé chez les singes que chez les carnivores, ce qui est peut-être en rapport avec la préhensilité de la queue chez les premiers. En arrière, les *intertransversarii caudæ* continuent ce muscle plus ou moins loin.

Les interspinales et intermamillaires caudæ ne sont jamais bien différenciés.

Prosimiæ. — Tous les muscles précédents se retrouvent chez *L. catta* et les différents lémuriens que l'on a décrits. MURIE et MIVART, ainsi que MILNE-EDWARDS et GRANDIDIER ont remarqué que, chez les lémuriens à courte queue (*Indris*, *Nycticebus*), ces muscles subsistaient, mais rudimentaires et très tendineux.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

Si les différences entre la musculature spinale de l'homme et celle des primates quadrupèdes (*catarrhina*, *platyrrhina* et *prosimiæ*) sont nettes, il n'en est plus de

même quand il s'agit de comparer l'homme et les anthropoïdes, comparaison que rend plus difficile la pénurie de renseignements que nous avons sur les muscles de ces derniers.

Dans la région lombaire de l'homme, le grand volume de l'*erector spinæ* est le caractère le plus saillant (fig. 39). Il est certainement en rapport avec l'adaptation à la station verticale et est sous la dépendance directe de la courbure lombaire, comme le montre le fait que, chez le fœtus humain où cette dernière fait défaut, le muscle est très faible. La contraction de l'*erector spinæ*, se prolongeant par celle du *spinalis* et du *longissimus*, redresse la colonne vertébrale et s'oppose à sa chute en avant. Or, à chaque instant, chez l'homme, le centre de gravité se déplace : réplétion des viscères, grossesse, variations d'équilibre dues à la marche, aux mouvements des bras, etc., autant de causes qui tendent à faire basculer la colonne en avant. A toutes ces influences répond la masse de l'*erector spinæ*, continuée par le *longissimus* et le *spinalis*, et leur tonicité ou leur contractilité entrent constamment en jeu pour rétablir l'équilibre. Cela explique le plus grand volume de la masse lombaire et cette particularité avait déjà été signalée par quelques anatomistes.

Le muscle *ilio-costalis* s'isole du *longissimus* et nous avons vu que ses fibres destinées aux dernières côtes ne provenaient pas du tendon commun donc des apophyses épineuses, mais directement de l'os iliaque. C'est là une disposition propre à l'homme et probablement aussi à tous les anthropoïdes, quoiqu'elle n'ait encore été décrite que chez le chimpanzé et le gibbon. En outre, ces fibres iliaques montent plus haut que ne montaient les fibres

épineuses des quadrupèdes : elles atteignent d'habitude la sixième côte. Il est possible qu'il faille voir là une conséquence de la grande largeur de la masse lombaire et du développement de la crête iliaque ; d'autre part, la saillie que forment en arrière les angles postérieurs des côtes met l'ilio-costalis sur un plan plus dorsal que le reste des muscles spinaux et tend à l'en isoler. Peut-être aussi, chez l'homme, ce muscle doit-il son indépendance relative à ce qu'il est plus étroitement adapté à la fonction respiratoire alors que, chez les singes quadrupèdes, il était surtout un auxiliaire du longissimus dans la sustentation de la voûte dorsale ; mais c'est là une hypothèse que nous ne pouvons qu'avancer.

Un autre caractère des muscles spinaux de l'homme est l'indépendance complète que manifeste le semi-spinalis vis-à-vis du spinalis et du longissimus. Ce caractère est d'une netteté absolue et s'oppose à ce que nous voyons chez les mammifères quadrupèdes, y compris les singes non anthropoïdes, chez lesquels semi-spinalis, spinalis et longissimus sont soudés en un ensemble très homogène qu'on ne peut cliver qu'artificiellement. Il est probable que l'indépendance du semi-spinalis de l'homme est en rapport avec la grande étendue des mouvements de rotation du thorax. C'est en effet dans l'espèce humaine, et par une conséquence naturelle de la station verticale, que ces mouvements atteignent le maximum d'ampleur.

Le grand développement du multifidus dans la région lombaire a pour cause, comme pour l'erector spinæ, le maintien de la courbure lombaire. Quoiqu'aucun auteur ne l'eut jamais signalée, c'est là une des dispositions les plus saillantes de la musculature spinale de l'homme. Le

multifidus prend, sur le sacrum, une très large origine et il chemine tout le long des lombes dans la gouttière comprise entre les apophyses épineuses et mamillaires, sans se rétrécir. Au contraire, chez tous les quadrupèdes, primates ou non, le muscle diminue rapidement dans le sens caudo-cranial, et est devenu très étroit quand il arrive à la vertèbre diaphragmatique. Dans toute cette région lombaire où les mouvements de rotation sont impossibles, le multifidus n'agit que comme extenseur ou comme fléchisseur latéral. Au contraire, au dos, où la rotation existe, le muscle est large, chez l'homme comme chez les autres primates.

Quelques autres particularités des muscles spinaux de l'homme au niveau du tronc peuvent encore être citées : le tendon commun du longissimus semble s'avancer moins loin cranialement que chez les anthropoïdes ; les faisceaux de renforcement mamillaires de ce muscle sont plus indépendants du transverso-spinalis et paraissent descendre moins bas dans les lombes. D'autre part, les muscles mamillo-styloïdei sont à peine indiqués et il existe des faisceaux interstyloïdei alors que c'est le contraire chez les primates doués de queue.

Au niveau du cou, d'autres conditions interviennent. Nous avons dit que la tête de l'homme était normalement en équilibre presque parfait sur la colonne : quand le regard est horizontal, le centre de gravité tombe un peu en avant de l'atlas (HUMPHRY). Un très léger effort musculaire suffit donc à redresser l'extrémité céphalique. Au contraire, chez les anthropoïdes, le déplacement en arrière du trou occipital et, d'autre part, le grand poids de la face, tendent à faire basculer en avant la tête. Aussi, surtout chez le gorille, le muscle transverso-spi-

nalis capitis est-il beaucoup plus fort que chez l'homme ; de même pour le longissimus capitis, de même encore pour le splenius qui s'étend tout le long de la ligne occipitale alors que, chez l'homme, il n'occupait que le tiers externe de cette ligne. Ce fort développement du transverso-spinalis et du splenius capitis subsiste naturellement chez les autres singes et il est bien apparent sur les coupes transversales du cou.

Le développement de l'ilio-costalis cervicis mérite de retenir l'attention : chez l'homme, ce muscle monte toujours très haut dans le cou ; il monte moins haut chez les anthropoïdes et ne dépasse pas C⁷ chez les autres singes. Il est difficile de voir la cause de ces variations, d'autant plus que la faible épaisseur du muscle indique que son action n'est jamais très considérable. Nous pensons que son développement est en relation avec les mouvements de torsion du cou. Il faut en effet remarquer que le cou humain jouit d'une possibilité de rotation beaucoup plus étendue que celui des anthropoïdes, et il semble que le cou de ces derniers soit aussi plus mobile que celui des autres singes (abstraction étant faite des mouvements qui se passent au niveau des articulations sous-occipitales). L'innervation de l'ilio-costalis cervicis par des nerfs issus de métamères postérieurs à lui, tendrait à prouver que ce muscle s'est formé par ascension progressive de l'ilio-costalis dorsi.

Le système des muscles épineux, longs comme courts, présente de très grandes variations : le spinalis capitis est, normalement, absent chez l'homme et les anthropoïdes, à moins qu'il ne soit représenté par les faisceaux épineux du transverso-occipitalis ; comme muscle indé-

pendant, il n'a été vu que chez l'homme et le gorille, et à titre exceptionnel ; les autres primates en sont dépourvus. Le *spinalis cervicis* est aussi inconstant chez les primates supérieurs : quand il existe, il est plus fort chez l'homme que chez les anthropoïdes. Les interspinales sont très forts chez l'homme et absents chez presque tous les anthropoïdes et chez les autres singes. Nous ne pouvons pas, actuellement, interpréter le sens de ces variations.

Rappelons enfin la grande force des muscles sous-occipitaux des anthropoïdes africains et de l'oràng, en rapport évidemment avec le poids de leur tête ; et l'existence anormale, chez l'homme et le gorille, d'un muscle atlanto-mastoïdeus qui semble propre à ces deux genres.

Tout ce que nous venons de relater montre que la station verticale de l'homme, comme la station semi-verticale des anthropoïdes, produisent au niveau des muscles spinaux des modifications qu'une dissection attentive peut mettre à jour. Il est intéressant de noter que la plupart de ces modifications font que les muscles spinaux de l'homme ont un type relativement plus primitif que celui des singes quadrupèdes, abstraction étant faite de la réduction de la musculature caudale : la séparation du semi-*spinalis* qui abandonne le *longissimus* pour se rattacher au *multifidus* dont il dérive en réalité ; la presque disparition des origines épineuses de l'*ilio-costalis* et leur remplacement par des origines iliaques ; l'ascension de ce muscle jusqu'à l'axis ; ce sont là autant de caractères qui démontrent que la musculature spinale de l'homme est moins évoluée que celle des quadrupèdes. Mais ces

caractères sont-ils vraiment primitifs ? Il semble que oui pour les deux premiers, mais non pas pour le troisième si l'on doit se fier aux données de l'innervation. L'étude des adaptations des muscles spinaux que nous ébauchons ici est encore trop incomplète pour que nous puissions trancher ces questions.

CHAPITRE VIII

ÉTUDE D'ENSEMBLE SUR LES TRANSFORMATIONS DE LA MUSCULATURE DE L'ÉPISOME DES VERTÉBRÉS

Au cours des chapitres qui précèdent, nous avons étudié les dispositions de la musculature de l'épisome dans les différentes classes des vertébrés. Pour chacune d'elles, nous avons décrit la structure caractéristique de chaque ordre et les modifications que pouvaient présenter les familles, voire même les genres. D'une façon générale, nous nous sommes efforcés de montrer le rôle prédominant, pour ne pas dire exclusif, que jouent les adaptations fonctionnelles dans ces modifications : nous permettant de comprendre le pourquoi de celles-ci, elles nous ont permis d'établir, dans l'intérieur de chaque classe, des homologues musculaires que nous croyons rationnelles. Nous sommes ainsi arrivés à ramener toutes les dispositions morphologiques complexes que peut présenter l'épisome des vertébrés à quatre grands types dont chacun peut être considéré, en se plaçant à un point de vue idéal, comme possédant la structure caractéristique¹ de sa classe : ce sont les téléostéens, les uro-

1. Ce qui ne veut pas dire primitif : chacun d'eux représente simplement le type central en partant duquel on peut arriver à comprendre la structure des autres ordres de la même classe. Néanmoins, ces types dits « caractéristiques » ont aussi leur spécialisation propre.

dèles, les autosauriens et les mammifères quadrupèdes.

Quel rapport existe-t-il entre la grande masse épismatique des premiers et les muscles spinaux des derniers? Comment et jusqu'à quel point est-il permis d'homologuer les muscles des reptiles et ceux des mammifères? Les considérations fonctionnelles autorisent-elles, ici également, à comprendre le pourquoi des dispositions musculaires et nous donnent-elles la clé des transformations de l'épisome chez les divers vertébrés? Telles sont les questions que nous allons essayer de résoudre dans ce dernier chapitre.

I. — LA DISPOSITION-TYPE DES POISSONS; CONSIDÉRATIONS SUR SA GENÈSE ET SON INTERPRÉTATION

Les données développées dans le chapitre III sur la disposition générale de l'épisome des poissons nous permettent d'établir d'emblée quelques propositions :

1° C'est dans cette classe que la musculature de l'épisome est la plus développée; puissante masse longitudinale étendue sans interruption de la tête à la nageoire caudale, elle forme approximativement la moitié dorsale du tronc et de la queue;

2° Considéré par rapport à l'axe vertébral, l'épisome est latéral et non dorsal (fig. 2); il est couché sur le flanc de la colonne et ne lui est pas sus-jacent comme il tendra à le devenir chez les tétrapodes;

3° Dans presque toute son étendue, l'épisome est superficiel. Ce n'est qu'au niveau de sa partie antérieure, et encore pas chez toutes les espèces, que certains muscles branchiaux ou de la ceinture pectorale s'étendent plus ou moins au-dessus de lui ;

4° L'existence des nageoires impaires permet de reconnaître à l'épisome deux portions : la première, peu développée, entre au service de la nageoire dorsale et forme de petits faisceaux, moteurs de leurs rayons, ainsi que les muscles carénaux. Cette partie n'a pas et ne peut avoir d'équivalent chez les autres vertébrés¹, puisque les nageoires impaires sont des formations propres aux poissons. La seconde, de beaucoup plus considérable, forme la grande masse musculaire dorso-latérale du corps. C'est d'elle seule que nous allons nous occuper.

Structure de la masse dorso-latérale. — Bien séparée des muscles de l'hyposome par un septum horizontal, elle est cloisonnée transversalement par les myoseptes, toujours coudés chez les adultes en un angle aigu ouvert en avant, l'angle dorso-latéral. Ainsi se trouvent isolées des cases musculaires dont chacune représente la partie dorsale d'un des myomères de l'embryon et dans lesquelles, pour la commodité de nos descriptions ultérieures, nous avons montré qu'on pouvait distinguer trois segments (fig. 1 et 42).

Le segment latéral est situé en dehors de l'angle ; les fibres musculaires y sont légèrement inclinées en avant et en dehors ; de plus, une certaine obliquité du myosepte dans le sens frontal fait qu'à ce niveau chaque myomère s'invagine sous celui qui le précède. Le segment intermédiaire correspond à l'angle du myosepte ; là, les fibres musculaires sont parallèles au plan médian, mais l'obliquité du myosepte dans le sens frontal est inverse de celle du segment précédent, de sorte que chaque myomère s'invagine sous celui qui le suit. Le segment

1. Il faut faire exception pour les petits muscles qui se développent dans la crête dorsale de certains reptiles : *Sphenodon*, *Iguane*, etc...

médial correspond à la région située en dedans de l'angle : à son niveau, les cases musculaires, très obliques en avant et en dedans, s'imbriquent les unes sur les autres, comme les tuiles d'un toit. Dans tout cet ensemble, les fibres charnues ont des insertions presque uniquement myoseptales; il n'y a pour ainsi dire pas de fibres qui s'étendent entre deux pièces osseuses, côtes ou vertèbres, correspondant à ce que SCHNEIDER a appelé muscles secondaires.

L'étude de l'innervation nous a montré que chacun des trois segments que nous venons de délimiter a un nerf particulier. Le segment médial et l'intermédiaire ont, chacun, une des branches de bifurcation du rameau dorsal du nerf rachidien correspondant. Le segment latéral est innervé par le « ramus medius » de GEGENBAUR qui se détache du rameau ventral du nerf rachidien un peu après sa naissance.

Signification de cette structure. — La disposition que nous venons de résumer brièvement peut-elle être considérée comme une disposition primitive? Un certain nombre d'arguments ne nous le font pas penser.

Tout d'abord l'existence même d'un épisome distinct de l'hyposome par un septum horizontal est déjà un fait secondaire. Chez l'amphioxus, chez les cyclostomes¹, ce septum fait défaut et les myomères sont indivis sur toute leur hauteur. Chez les autres vertébrés, le septum horizontal existe et RABL a suivi son développement chez *Pristiurus* : il apparaît à 25 millimètres et se forme de dehors en dedans par pénétration du tissu conjonctif sous-cutané dans les myomères. En même temps, le

1. Peut-être, pour ces derniers, il y a-t-il eu régression ?

rameau latéral du X s'enfonce dans sa profondeur. On pourrait penser que c'est la pénétration du nerf qui a déterminé la formation du septum. Ce n'est pas l'avis de RABL car il fait remarquer que, chez beaucoup de téléostéens et d'amphibiens, le rameau latéral du vague reste superficiel et le septum n'en existe pas moins. En réalité, la cause de la production du septum est obscure. Le seul auteur qui ait émis une hypothèse à ce sujet est GEGENBAUR qui invoque la différence d'attache de la partie antérieure des muscles latéraux; la moitié dorsale s'insère sur le crâne, point beaucoup plus fixe que la ceinture scapulaire et le squelette viscéral sur lesquels s'attache la moitié ventrale.

Un autre argument, tendant à montrer que la disposition des poissons n'est pas primitive, est le changement d'orientation des myoseptes. Nous avons exposé plus haut que les myoseptes de l'embryon, d'abord transversaux, ne tardent pas à se couder en une plicature caractéristique. Celle-ci peut être plus ou moins marquée, plus ou moins compliquée (voir tableau I, p. 48) mais elle ne fait jamais défaut : elle existe chez ceux mêmes des chordés qu'on tend à regarder comme les plus primitifs, qui le sont évidemment en ce qui a trait à la non-individualisation de l'épisome et de l'hyposome, les cyclostomes et l'amphioxus. On a l'impression qu'elle est fonction du rôle même des myomères et sa constance s'accorde avec la théorie mécanique d'AMANS (Cf. p. 47) qui paraît expliquer d'une façon satisfaisante les grandes lignes de cette plicature.

En fait, la segmentation des muscles en myomères métamériques est un caractère incontestable des vertébrés inférieurs et l'embryologie, comme l'anatomie com-

parée, montrent qu'elle précède la division en épisome et hyposome. Sur la cause même de cette segmentation, nous n'avons pas à discuter : qu'elle soit comme le veut E. PERRIER, une conséquence de la structure métamérique des annélides, qu'elle résulte, comme le croit HOUSSAY, de la réaction du mésoderme aux vibrations déterminées par le milieu externe liquide, qu'elle tienne simplement, comme le pensent d'autres anatomistes, au processus embryologique nécessaire de la formation des myotomes, nous ne pouvons entrer dans ces discussions qui nous écarteraient de notre sujet. Nous ferons seulement observer que, si l'orientation transvérsale des myoseptes se comprend pour les embryons, elle se conçoit mal pour les adultes. Quel que soit leur groupe, acraniens ou craniotes, agnathes ou gnathostomes, ceux-ci se déplacent dans l'eau et doivent, par conséquent, avoir des myomères adaptés à leur mode de locomotion. Il était donc fatal que, chez tous, la disposition embryonnaire se modifie et que les myoseptes se soudent.

En conséquence, il s'ensuit que le type des téléostéens, c'est-à-dire celui que nous avons pris comme base au cours de notre étude, ne peut, en réalité, être le point de départ des types des vertébrés supérieurs. L'adaptation de l'épisome à son rôle locomoteur spécial y est déjà bien trop prononcée. Certaines parties ont même atteint une différenciation extrême : cas des muscles carénaux et des muscles des nageoires impaires, dépourvus de tout équivalent chez les tétrapodes. Ce n'est donc que par une vue de l'esprit, et en faisant abstraction de toute filiation véritable que nous allons au cours des lignes qui vont suivre, comparer ce type à celui des autres vertébrés. En

réalité, il n'existe pas de type primitif des muscles de l'épisome, ou, à vrai dire, le seul type primitif possible est celui des embryons.

Rôle et fonctionnement de l'épisome des poissons. — La situation de l'épisome, aussi bien que l'observation courante, montrent qu'il agit, de pair avec l'hyposome, comme fléchisseur latéral du corps. Il est évident que, lors de cette flexion, le point fixe est en avant : c'est la tête pour l'épisome, le squelette viscéral ou scapulaire pour l'hyposome. De plus, et c'est là un fait essentiel pour la compréhension de ce qui suivra, les myomères n'agissent pas directement la colonne vertébrale : la contraction du myomère antérieur attire en avant le myosepte qui le suit et l'immobilise, de sorte qu'il va servir à son tour de point fixe pour le second myomère ; le phénomène se poursuivant jusqu'à l'extrémité du corps, il en résulte la flexion latérale. Mais l'on voit que celle-ci s'est produite grâce à l'intermédiaire des myoseptes et sans qu'ait eu à intervenir l'axe vertébral.

Celui-ci joue en effet un tout autre rôle que celui que nous lui verrons chez les tétrapodes. Renforcé par le puissant appareil élastique que nous avons décrit plus haut (p. 30), il forme une tige très souple qui subit la flexion que lui imposent les muscles tout en réagissant à la manière d'un ressort. Loin d'être auxiliaire de la contraction, la colonne lui est donc antagoniste et, en tous cas, la flexion du corps se fait indépendamment d'elle, par traction directe des myoseptes. Ainsi se comprend l'absence presque totale d'attaches osseuses au niveau des différents myomères chez les poissons.

II. — LES MODIFICATIONS DE L'ÉPISOME DES URODÈLES ; LEURS RAPPORTS AVEC LE PASSAGE A LA VIE TERRESTRE

Extérieurement, l'épisome des urodèles apparaît comme très analogue à celui des poissons, car il forme encore une grande masse longitudinale métamériquement segmentée par des myoseptes coudés en un angle dorso-latéral. Ses principales modifications portent sur la diminution relative de l'épisome, l'existence de fibres interosseuses et l'apparition de faisceaux propres à la tête.

La *diminution relative de l'épisome* se constate tout le long du tronc et est bien apparente sur les coupes (Cf. fig. 2 et 5), où elle se traduit par la migration dorsale du septum horizontal. Chez les poissons, celui-ci s'insérait sur les arcs inférieurs et, dans certains cas, cette insertion descendait au-dessous du corps vertébral. Elle remonte, au contraire, chez les urodèles où elle occupe la partie moyenne des vertèbres. Les côtes, qui sont contenues dans l'épaisseur du septum, subissent la même ascension; il en résulte la disparition de la tête primitive de la côte en même temps que son col entre en relation avec une nouvelle saillie, l'épapophyse de BAUR, qui se développe sur la base des arcs neuraux et correspond à l'apophyse transverse proprement dite des amniotes. Les recherches de GÖPPERT ont montré que cette migration dorsale du septum horizontal, avec modification corrélatrice des apophyses transverses, était réelle et se produisait au cours du développement.

Quelle est la cause déterminante de cette diminution

de volume ? Tandis que, chez les poissons, épisome et hyposome, formant les deux grandes masses dorso-latérale et ventro-latérale, jouaient dans la locomotion un rôle à peu près identique, il semble que, chez les urodèles, et, à partir d'eux, chez tous les tétrapodes, cette égalité ne subsiste plus qu'au niveau de la queue. Au niveau du tronc, le rôle de l'hyposome s'accroît, en même temps que celui de l'épisome diminue. L'apparition de la locomotion terrestre explique ce phénomène. Avec celle-ci, en effet, la fonction des membres devient de plus en plus prépondérante. Or les membres appartiennent au territoire hyposomatique : le développement considérable que prennent les muscles ventraux des ceintures¹, le rôle nouveau que jouent les muscles de l'abdomen comme fixateurs de ces ceintures, sont autant de causes qui nécessitent le brusque accroissement de l'hyposome. D'autre part, l'action de l'épisome diminue puisque, dès qu'apparaît la vie terrestre, les membres tendent à le supplanter dans ses fonctions locomotrices. Il agit surtout en produisant ces mouvements d'ondulation du tronc et de la queue qui accompagnent constamment la marche des vertébrés rampants. Mais, chez les urodèles, où les membres sont encore loin de jouer le grand rôle locomoteur qu'ils atteindront chez la plupart des amniotes, ces mouvements sont encore un des facteurs essentiels de la progression : aussi la réduction de l'épisome n'est-elle que relative.

L'existence de fibres interosseuses constitue une

1. Les muscles dorsaux des ceintures ne refoulent pas l'épisome mais s'étendent au-dessus de lui et, le recouvrant, vont chercher insertion sur la colonne vertébrale. Ce phénomène, qui était déjà indiqué chez certains poissons, est très net chez les urodèles au niveau de la ceinture scapulaire ; il est encore à peine marqué au niveau de la pelvienne.

seconde différence d'avec les poissons. Chez ces derniers, toutes ou presque toutes les fibres des myomères s'inséraient sur les myoseptes. Chez les urodèles, les fibres les plus profondes prennent des attaches osseuses : au niveau du segment latéral, elles s'étendent entre les côtes ; au niveau de l'angle dorso-latéral, entre les apophyses transverses ; au niveau du segment médial, entre les apophyses articulaires et les arcs neuraux et, quand celles-ci existent, entre les apophyses épineuses ; d'où la formation de faisceaux courts que nous avons dénommés : intercostaux, intertransversaires, interarticulaires, interneurax et interépineux. Mais, dorsalement, ces faisceaux se continuent, sans aucune séparation, avec les fibres intermyoseptales du reste du myomère.

Cette modification peut être interprétée comme une conséquence de la fonction nouvelle de la colonne vertébrale. Nous avons longuement insisté sur ce fait que le rachis des poissons forme essentiellement une tige flexible que les myomères n'actionnent pas directement mais qui réagit comme une lame élastique aux mouvements de flexion latérale produits par leur contraction. Chez les urodèles, vertébrés déjà plus ou moins adaptés à la vie terrestre, la colonne commence à jouer le rôle de soutien du corps qu'elle aura chez tous les tétrapodes. Moins élastique, mais notablement plus mobile que chez les poissons, comme l'indique l'apparition des apophyses articulaires (voir p. 52) elle fournit un assez grand nombre de points d'attache aux myomères : ceux-ci tendront donc à agir directement sur elle et, par son intermédiaire, à mouvoir le corps. Ainsi s'ébauche le transport osseux des insertions musculaires primitivement myo-

septales ; nous verrons que, chez les amniotes, ce phénomène s'exagère et que les insertions squelettiques deviennent de beaucoup prépondérantes. Le rôle nouveau de la colonne vertébrale, au fur et à mesure que s'affirme la locomotion terrestre, permet seul, à notre avis, de comprendre cette substitution.

L'apparition de faisceaux propres à la tête est la troisième caractéristique de la musculature spinale des urodèles. Chez les poissons nageurs ordinaires, les faisceaux craniaux de l'épisome ne présentaient aucune différenciation spéciale¹ ; c'est qu'en effet, la tête de ces vertébrés ne jouit d'aucune mobilité particulière sur le rachis. Chez les urodèles, le cou n'existe pas encore : on sait qu'il ne fera son apparition qu'avec les amniotes. Il n'en est pas moins vrai que la tête de ces batraciens possède déjà une certaine indépendance et c'est là une autre conséquence nécessaire de la vie terrestre. La mobilité du poisson était telle qu'il était inutile que sa tête soit douée de mouvements propres. Chez l'animal terrestre, au contraire, le corps, reposant sur le sol, ne se déplace qu'avec plus ou moins de difficultés ; l'apparition d'une mobilité propre à la tête, permettant à celle-ci, soit de mieux explorer l'horizon (orientation de la vue, de l'ouïe et de l'odorat), soit de prendre plus facilement une proie, ne peut être considérée que comme une disposition utile.

En conséquence, l'épisome des urodèles commence, au niveau des deux ou trois premiers myomères, à se différencier en muscles spéciaux. Un seul de ceux-ci, celui

1. Nous faisons abstraction, bien entendu, des cas comme ceux de l'hippocampe ou du syngnathe, où nous avons montré (p. 42) que l'apparition de faisceaux propres était une conséquence de la forme spéciale du corps.

que nous avons appelé vertebro-capitis profundus, est toujours bien net. Les deux muscles superficiels ont une indépendance très variable selon les espèces, montrant ainsi nettement qu'il ne s'agit encore là que d'une tendance à la formation de muscles autonomes. Ce n'est que chez les tétrapodes, avec l'apparition du cou, que nous verrons s'affirmer ces muscles.

En résumé, les trois caractères nouveaux qui différencient l'épisome des urodèles de celui des poissons peuvent être considérés comme une conséquence du début d'adaptation à la vie terrestre.

Chez les *Anoures*, l'épisome subit des modifications très spéciales et sur lesquelles nous ne pouvons insister. Le fait essentiel, c'est qu'il se clive suivant son épaisseur, d'où la formation de deux couches superposées : un grand muscle superficiel, cloisonné de myoseptes ; une série de petits muscles profonds et interosseux. Nous avons insisté sur cette disposition dans le chapitre iv, et avons essayé de dégager ses rapports avec l'adaptation au saut. Nous ajouterons seulement que, contrairement à ce qu'écrivent la plupart des auteurs, elle ne représente en rien une transition entre la musculature des urodèles et celle des reptiles : elle a évolué dans une toute autre voie que cette dernière. Nous allons montrer en effet, dans les lignes qui vont suivre, que la caractéristique essentielle de l'épisome des autosauriens, c'est son clivage en muscles juxtaposés ; quant à la distinction en formations superficielles et profondes, elle est d'ordre secondaire et reste, dans la plupart des cas, aussi incomplète qu'elle l'était chez les urodèles

III. — L'ÉPISOME DES REPTILES;
LA DISPARITION DE LA SEGMENTATION MÉTAMÉRIQUE
ET L'APPARITION DE LA SEGMENTATION LONGITUDINALE

Dans ce groupe, et d'une façon générale, le volume de l'épisome diminue encore, caractère évidemment dû à la prépondérance de plus en plus grande des membres dans la locomotion. En profondeur, l'épisome s'arrête aux épapophyses ; en dehors, il n'atteint d'habitude plus la ligne latérale du corps. Cependant, si réduit qu'il soit vis-à-vis de celui des anamniotes, il n'en est pas moins volumineux quand on le compare à celui des oiseaux ou des mammifères : c'est que chez les reptiles, vertébrés semi-rampants, les mouvements essentiels de l'animal sont encore des mouvements latéraux ; même, dans les cas où ces mouvements redeviennent prédominants par suite de l'atrophie des membres (orvet, scinque, ophidiens¹), l'épisome redevient plus fort et plus large. Au contraire, chez le caméléon, où les membres sont dressés et où la colonne n'ondule pas pendant la marche, l'épisome présente le minimum de développement.

Dans toute la classe des reptiles, la structure de l'épisome offre des aspects très divers mais qu'on peut toujours considérer comme des modifications du type relativement simple que constituent les autosauriens. Une disposition nouvelle, de la plus haute importance se manifeste chez ceux-ci ; c'est l'apparition d'une segmentation longitudinale tendant à se substituer à la segmentation transversale que nous connaissions chez les poissons et les uro-

1. Voir aussi p. 177, où nous avons fait ressortir que les variations des dimensions de l'épisome des serpents étaient en fonction de leur genre de vie.

dèles. Cette segmentation longitudinale atteindra son maximum d'effet chez les mammifères, mais déjà, chez les reptiles, elle s'indique d'une façon très nette, se superposant au cloisonnement métamérique de telle sorte que l'on peut saisir sans trop de difficultés, la façon dont celui-ci a progressivement laissé la place à celle-là.

Structure de l'épisome reptilien d'après nos conceptions. — L'épisome comprend maintenant, de chaque côté de la colonne vertébrale, trois grands tractus qui s'étendent depuis le crâne jusqu'à la région caudale dans laquelle ils pénètrent plus ou moins. Le plus interne est logé dans l'espace circonscrit par les apophyses épineuses en dedans, la ligne des apophyses articulaires en dehors ; c'est le système du transverso-spinalis. Latéral à lui, est le système du longissimus qui repose sur les apophyses transverses et les articulations costo-vertébrales. En dehors encore est le système de l'ilio-costalis qui recouvre les côtes jusqu'au point où le septum horizontal rejoint l'aponévrose superficielle. Chacun de ces systèmes est nettement séparé des autres par une cloison conjonctive longitudinale.

La conservation de la métamérie n'est pas la même suivant le système envisagé. L'*ilio-costalis* est formé de cases placées les unes derrière les autres et séparées par des myoseptes qui, profondément, se fixent sous les côtes. Ces myoseptes sont obliques cranialement et ventralement, de sorte que chaque case s'invagine sur celle qui la précède. Dans chacune, la grande majorité des fibres est intermyoseptale, seules quelques-unes sont intercostales ; de plus, toutes sont obliques en avant et en dehors.

Si l'on se reporte à la description que nous avons donnée du segment latéral de l'épisome des anamniotes, on voit que celui-ci correspond tout à fait à l'ilio-costalis des autosauriens : même direction des myoseptes, même migration des myomères chacun sous celui qui le précède, même obliquité des fibres, même situation enfin, puisque l'un comme l'autre s'étendent au-dessus des côtes, depuis l'angle dorso-latéral (que nous allons voir correspondre au longissimus) en dedans, jusqu'à la ligne latérale et l'obliquus externus en dehors.

Tel est l'ilio-costalis dans sa forme la plus simple, celle qui s'éloigne encore à peine de la disposition des anamniotes : chez les prosauriens, les crocodiliens et une partie des autosauriens, il garde ce type primitif, mais nous avons montré précédemment (p. 102) que chez les autosauriens dont les membres régressent et où la locomotion par ondulations horizontales du tronc tend à se substituer à la reptation quadrupède (Scincidæ, Anguidæ), on observe une disparition progressive des myoseptes. Celle-ci arrive à son maximum chez les ophidiens (p. 150), où l'ilio-costalis n'est plus formé que de fibres longues qui, toujours obliques en avant et en dehors, se portent d'une côte à une autre en traversant un grand nombre de métamères (fig. 15).

Le système du *longissimus* est formé de faisceaux métamériques dont chacun naît sur une apophyse transverse, monte obliquement en avant et en haut et se termine par un tendon superficiel en forme de V sur les deux cloisons qui le séparent des muscles voisins. Habituellement, les faisceaux sont imbriqués les uns sur les autres comme les tuiles d'un toit, et aucune aponévrose ne les sépare ; cependant, chez *Sphenodon*, un mince fascia, qui continue

dans la profondeur le tendon terminal en V, recouvre chacun d'eux.

La comparaison avec les poissons et les urodèles montre que ce muscle correspond au segment intermédiaire de l'épisme des anamniotes. Nous avons vu qu'à ce niveau chaque myomère s'invaginait en arrière et en bas au-dessous du myomère précédent : la situation des faisceaux du longissimus des autosauriens les uns par rapport aux autres rappelle visiblement cette disposition primitive. Leur localisation au-dessus des apophyses transverses et des articulations costo-vertébrales est aussi la même. De plus, il semble extrêmement probable que le tendon en V, qui termine chaque faisceau, représente l'angle dorso-latéral superficiel des myoseptes des anamniotes. Nous avons déjà fait remarquer que, si l'on regarde l'épisme du lézard sans enlever l'aponévrose (fig. 11, côté gauche) on a un aspect qui, en ce qui concerne le longissimus et l'ilio-costalis, est tout à fait celui des poissons ; c'est qu'alors les fibres musculaires se voient peu et que, seuls, apparaissent les V tendineux du premier et les myoseptes du second. Il faut la dissection pour montrer que, sous cet aspect, se sont produites de notables modifications de structure. Profondément en effet, les myoseptes ont disparu dans presque tous les cas, mais la disposition que nous avons signalée chez *Sphenodon* montre qu'exceptionnellement cette partie profonde peut, elle aussi, subsister.

Quant à la différenciation des fibres profondes de chaque segment en faisceaux intertransversaires, elle est, chez la plupart des autosauriens, encore moins marquée que chez les urodèles. Par contre, chez les ophiidiens et les crocodiliens, il apparaît, pour la première fois, de vrais

muscles intertransversaires, assez bien individualisés.
Le système du *transverso-spinalis* est formé de plu-

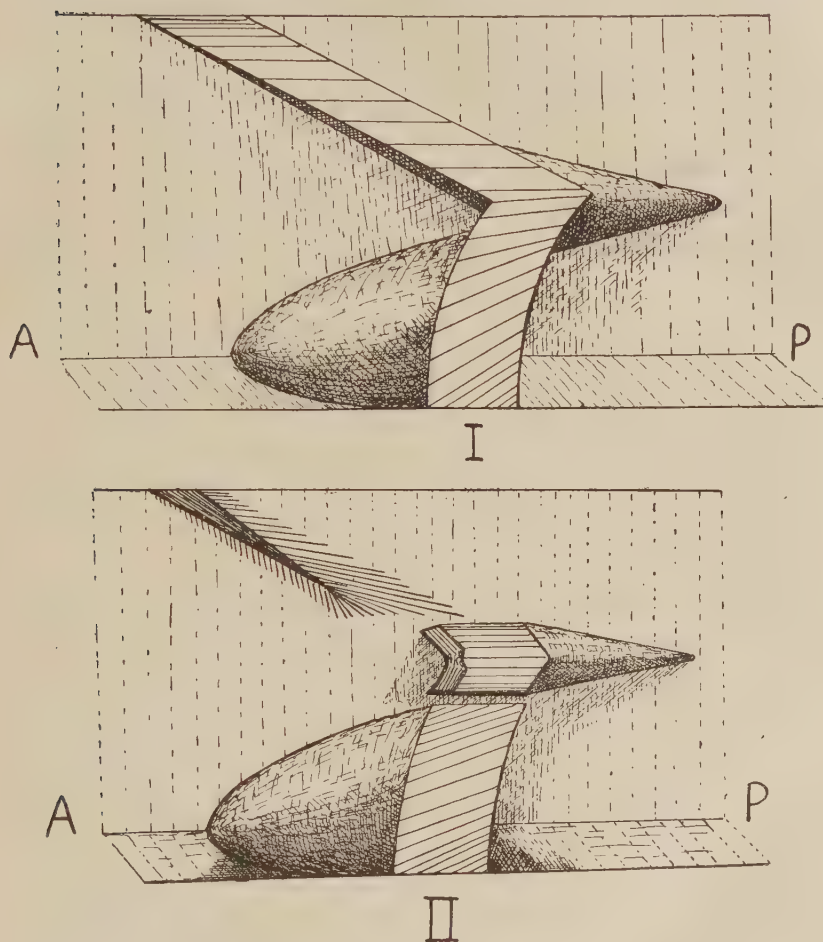


Fig. 42. — Schémas destinés à montrer comment le myomène dorsal d'un téléostéen (I) peut être comparé aux trois systèmes de l'épisme des autosauriens (II).

A, côté cranial; — P, côté caudal.

sieurs couches superposées. La couche superficielle, ou muscle articulo-spinalis, est la plus importante; ses

fibres s'attachent sur les apophyses articulaires et se terminent par de longs et solides tendons, obliques en avant et en dedans, sur les apophyses épineuses. La situation de ces tendons, leur direction, leur insertion sur l'angle caudal des neurépines, leurs relations fréquentes avec le tendon interne du longissimus, nous conduisent à y voir les représentants des segments médiaux des myoseptes, dont ils ont l'obliquité et les connexions (p. 113). Mais la métamérie primitive n'est plus indiquée que par ces seuls éléments car les faisceaux musculaires sont continus sur toute la longueur du tronc. Au-dessous de cette couche s'étend le muscle spino-articularis dont les fibres ont une obliquité inverse. Au-dessous encore, une couche profonde faite de muscles intervertébraux (muscles interspinales, inter-neurales, interarticulaires) plus ou moins bien individualisés.

Il est évident que tout ce système correspond au segment médial de l'épisome des anamniotes, mais avec d'assez grandes modifications que l'étude de ces derniers ne permettait pas de prévoir. Nous avons développé dans le chapitre V (p. 142 et 151) la tendance que présentent les fibres musculaires de ce segment à se cliver en couches superposées et à directions inversement perpendiculaires. C'est ainsi que les trois couches que nous venons de décrire peuvent s'élever à quatre ou même cinq. Mais, dans l'ensemble, on peut toujours reconnaître, comme chez les urodèles, des faisceaux profonds, interosseux et strictement métamériques, et des faisceaux superficiels, que la disparition des myoseptes a rendus polymétamériques.

Chacun des trois systèmes que nous venons d'envisager

a son innervation propre. En effet, chez les autosauriens, tout nerf dorso-spinal se partage en deux branches (voir fig. 8), l'une externe, qui s'insinue entre le longissimus et l'ilio-costalis et les innerve, l'autre interne qui monte entre le longissimus et le transverso-spinalis et se distribue à ce dernier. Ce type d'innervation, déjà manifeste chez les prosauriens, est celui que nous avons retrouvé chez tous les amniotes, avec cette seule modification que, le plus souvent, la branche externe se bifurque précocement en deux rameaux, l'un pour le longissimus, l'autre pour l'ilio-costalis. La distribution nerveuse est donc superposable à celle que nous avons décrite pour l'épisome des poissons, à cela près que le nerf du segment intermédiaire a maintenant abandonné le nerf du segment médial pour se rattacher à celui du latéral. Le fait que ce dernier provient, apparemment, chez les poissons, du rameau ventral est pour nous secondaire et tient à la vaste extension en dehors de ce segment latéral. Nous avons décrit un phénomène analogue au niveau du cou des crocodiliens.

Tout concorde donc à montrer que, chez les reptiles, apparaissent brusquement trois tractus longitudinaux dont les homologues vis-à-vis de l'épisome unique des anamniotes sont possibles à établir.

Comparaison avec les conceptions des auteurs. — Telle n'est pas l'opinion de tous les auteurs, et nous avons vu, dans notre chapitre d'historique (p. 19) que beaucoup d'anatomistes décrivent l'épisome d'une façon différente de la nôtre. Une grande partie n'admet que deux systèmes, considérant généralement, à la suite de GEGENBAUR, que le longissimus et l'ilio-costalis ne forment qu'un même muscle. Leur conception s'appuie surtout sur la fusion

partielle de ces deux formations au niveau des lombes des mammifères et sur leur innervation commune par le rameau externe. Ce qui précède montre que l'anatomie comparée des reptiles ne justifie en rien une telle opinion. Toujours, chez ces amniotes, *longissimus* et *ilio-costalis* sont nettement séparés et nous montrerons, à propos des mammifères, que les faits de fusion sont secondaires et dûs aux nouvelles conditions de la statique vertébrale. D'ailleurs, la disposition du *Sphenodon* tendrait plutôt à montrer le contraire, puisque nous avons signalé que, chez ce reptile primitif, le *longissimus* et le *transverso-spinalis* étaient encore partiellement unis, alors que l'*ilio-costalis* était nettement séparé (p. 91).

D'autres auteurs créent pour le muscle *spinalis* un système séparé et portent ainsi le nombre total des tractus de l'épisome à quatre (ou à trois s'ils réunissent le *longissimus* à l'*ilio-costalis*). Nous considérons aussi cette conception comme inexacte. Le muscle *spinalis* est une formation qui n'apparaît que lorsque se développent dans la colonne vertébrale des mouvements dorso-ventraux : à ce titre, nous le verrons chez les mammifères et chez les oiseaux. Mais, chez les reptiles, exception peut-être faite pour le cou de certains chéloniens, il fait toujours défaut ; il ne peut donc être considéré comme un des éléments primordiaux de l'épisome.

D'autres anatomistes, enfin, substituent aux divisions précédentes une séparation en faisceaux longs, superficiels, et faisceaux courts, profonds et métamériques. Pour nous, cette séparation est aussi une chose d'importance secondaire ; elle se manifeste bien dans l'intérieur de chaque tractus, mais n'aboutit que partiellement à produire des muscles indépendants. Au niveau du système

du transverso-spinalis, les muscles profonds sont en général bien différenciés dès les reptiles ; mais, au niveau du longissimus, il n'y a, la plupart du temps, pas de séparation entre les fibres intertransversaires et les fibres superficielles et, au niveau de l'ilio-costalis, nous n'avons jamais, chez aucun amniote, vu les fibres profondes s'isoler en un muscle intercostal distinct.

Causes possibles de la nouvelle structure de l'épisome.

— Est-il possible de se rendre compte de la cause qui a déterminé la subdivision de l'épisome en trois tractus si nettement distincts ? Il semble que l'examen de la position de ces tractus par rapport au squelette donne la clé de leur différenciation. Remarquons en effet que le transverso-spinalis correspond à toute la partie qui est située en dedans des apophyses articulaires, le longissimus à la partie qui est située entre ces apophyses et les articulations costo-transversaires, et l'ilio-costalis à celle qui recouvre les côtes. Nous pensons que *c'est cette position différente des faisceaux musculaires par rapport aux deux grandes lignes d'articulation, qui a amené leur séparation en trois systèmes distincts*, chacun de ceux-ci étant soumis à des actions différentes, parfois même opposées, lors de la flexion du rachis.

Nous avons déjà insisté précédemment sur ce fait que le passage de la vie aquatique à la vie terrestre a considérablement réduit le rôle locomoteur de l'épisome, en même temps que s'affirmait la prépondérance des membres. Les mouvements latéraux du tronc n'ont cependant pas disparu lors de la progression, comme le montre la simple observation d'un saurien (voir en particulier les chronophotographies du gecko données par MAREY, 15). Mais ce ne sont plus, comme chez les poissons, de puissants

mouvements de flexion, partant de l'extrémité céphalique et dont le principal but était de fléchir la queue, le grand organe moteur. Il s'agit plutôt de mouvements ondulatoires se propageant d'une extrémité à l'autre de la colonne; le point fixe n'est plus la tête : il est reporté sur les deux supports zonaux, plus spécialement sur le pelvien. Ainsi la mobilité des vertèbres les unes sur les autres devient très considérable, infiniment supérieure à celle des poissons (même de l'anguille, dont la colonne vertébrale est beaucoup plus rigide que celle d'un serpent ou d'un lézard). L'on peut concevoir qu'alors se manifeste le besoin de muscles bien spécialisés adaptés, chacun à la mobilité de segments spéciaux. Il est tout naturel que, pour une telle différenciation, les grandes lignes de séparation suivent le tracé des articulations zygapophysaires et des costo-vertébrales, puisque les mouvements sont à peu près parallèles à elles. Le rôle que jouent les côtes dans la progression du corps chez certains autosauriens et chez les ophidiens, explique encore mieux l'isolement complet de l'ilio-costalis qui semble être, par excellence, le muscle de la flexion latérale.

Formation et différenciation des muscles propres de la nuque. — En traitant l'épisome des urodèles (p. 60) nous avons indiqué que ses faisceaux craniaux tendaient à se différencier en muscles indépendants. Ce qui n'était qu'une tendance chez ces vertébrés devient une réalité chez les reptiles et la cause en est l'apparition du cou. Nous n'avons pas à insister sur cette apparition : l'on sait que le cou est une formation spéciale aux amniotes et qu'il est caractérisé par l'absence de cœlome et de parties latérales correspondant aux arcs viscéraux (VIALLETON, 28 p. 96). Nous croyons qu'on peut considérer

cette formation comme résultant d'une adaptation plus marquée à la vie terrestre, puisque l'existence d'une région intermédiaire au tronc et à la tête favorise d'autant la mobilité de cette dernière sans nuire à la statique du premier.

Dans cette nouvelle région, les muscles de l'épisome vont être soumis à de nouvelles conditions. Destinés essentiellement à mouvoir la tête, c'est en arrière qu'ils prendront leur point appui et ce fait explique le développement si caractéristique des apophyses épineuses dorsales antérieures ou cervicales postérieures de la plupart des amniotes. De plus, les mouvements dorso-ventraux, si réduits dans le tronc, deviennent ici très importants car il s'agit de soulever la tête au-dessus du plan du corps. Enfin, plus le cou sera long et flexible, plus la musculature sera différenciée, quoiqu'on puisse habituellement toujours reconnaître les trois grands systèmes du tronc.

L'*ilio-costalis*, peu affecté, vu sa position latérale, par les mouvements dorso-ventraux, est celui qui change le moins. Toujours métamérique, mais bien plus étroit, il se poursuit jusqu'à l'atlas, ou même la tête, constituant l'*ilio-costalis cervicis* (ou *capitis*). Le *longissimus* perd sa structure métamérique et forme dans le cas le plus simple, celui du *Sphenodon*, un gros muscle qui se poursuit directement jusqu'à la tête, le *longissimus capitis*. Mais, dès les autosauriens, ce muscle se dédouble en deux corps superposés : *longissimus capitis superficialis* et *longissimus capitis profundus* ; nous avons fait remarquer plus haut (p. 124) que ce dédoublement avait peut-être pour cause la grande extension en dehors du muscle *suboccipitalis*. En tous cas, l'un comme l'autre

longissimus conservent leurs origines primitives sur les apophyses transverses.

Quant au *transverso-spinalis*, sa couche superficielle se continue par un gros muscle qui unit les apophyses articulaires des premières vertèbres à l'occipital; c'est le *transverso-spinalis capitis*. La couche profonde est surtout formée par de petits muscles intervertébraux. Mais, en avant, elle se différencie en une large plaque triangulaire, le muscle *suboccipitalis*, très caractéristique de tous les amniotes, qui naît des apophyses épineuses de C¹ et C² (cette origine peut s'étendre plus loin en arrière sur trois, quatre et cinq vertèbres) et se termine sur le bord dorsal du trou occipital. Constamment, ce muscle est traversé par la branche interne du premier nerf dorso-cervical. Jusqu'à un certain point, on peut le considérer comme homologue au *vertebro-capitis profundus* des urodèles, mais nous avons l'impression qu'il y a là plutôt homologie imitatrice qu'homologie complète.

Modifications de l'épisome caudal. — Les conditions physiologiques de l'appendice caudal, où les mouvements latéraux sont prédominants, à l'exclusion presque complète des dorso-ventraux, font que l'épisome y conserve le même volume que l'hyposome. Dans l'ensemble, le type métamérique persiste beaucoup plus nettement que dans le reste du corps, chose facile à comprendre, puisque cette région est beaucoup moins influencée par le passage à la vie terrestre. Habituellement, il s'y différencie un nouveau système musculaire, le système conique, et nous avons montré que la disposition du *Sphe-nodon* permettait de comprendre comment ce système se rattache au type classique des urodèles.

Variations de l'épisome en fonction des divers ordres

des reptiles. — Les conclusions de chacun des articles que nous avons consacrés aux divers ordres des reptiles se sont toutes efforcées de montrer l'étroite dépendance des variations de l'épisome et des conditions physiologiques. Nous nous bornerons à rappeler les plus typiques.

Chez les *Ophidiens*, la mécanique de la colonne vertébrale devient à peu près identique sur toute la longueur du corps : aussi les muscles affectent une disposition extrêmement homogène et c'est tout juste si on peut décrire à part les régions caudale et cervicale.

Chez les *Chéloniens*, la formation de la carapace a déterminé l'atrophie presque complète des muscles dorsaux chez l'adulte; mais ceux-ci sont encore volumineux chez les jeunes, où la carapace est molle. D'autre part, les muscles du cou atteignent un degré de complexité extraordinaire; c'est à peine si on peut y reconnaître les traces de la disposition-type des reptiles. Il est évident que c'est là une conséquence de la grande mobilité de cet organe et nous avons montré que la forme même des muscles était étroitement adaptée au mode de rétraction du cou.

Chez les *Crocodyliens*, la structure générale est moins éloignée de celle des autosauriens, mais, là encore, les muscles de la nuque prennent un aspect caractéristique, en rapport avec la puissance de la tête et la longueur du cou.

IV. — L'ÉPISOME DES MAMMIFÈRES : LES RAPPORTS ENTRE SA STRUCTURE ET LA NOUVELLE ATTITUDE DU CORPS A « MEMBRES DRESSÉS »

Les trois grands systèmes longitudinaux dont nous avons montré l'apparition chez les reptiles persistent

chez les mammifères, mais avec des modifications que l'étude du nouveau rôle de l'épisome permet d'expliquer et de comprendre.

Le fait dominant, à notre point de vue, c'est que les mammifères, comme les oiseaux, sont des vertébrés à membres dressés, c'est-à-dire que, dans chaque membre, le stylopode devient parallèle au plan du corps, en même temps que ses différents segments tendent à se placer sur le prolongement les uns des autres ; ainsi le corps s'élève au-dessus du sol. La masse viscérale ne repose donc plus sur celui-ci, comme chez les vertébrés semi-rampants qu'étaient les reptiles, mais elle est suspendue à la colonne vertébrale, qui va jouer, dès lors, un rôle mécanique de premier ordre : c'est une tige élastique, incurvée en une voûte à convexité dorsale, qui réunit l'un à l'autre les deux bipèdes. La fonction des muscles spinaux va se modifier en conséquence.

Chez les reptiles, ces muscles étaient essentiellement des fléchisseurs latéraux de la colonne et, comme tels, jouaient encore un grand rôle dans la locomotion. Ici, ils auront surtout une action statique, s'exerçant dans le sens dorso-ventral, car leur fonction essentielle, c'est de maintenir l'intégrité de la voûte thoraco-lombaire, de s'opposer aux causes qui tendraient à l'affaïsser et de relier les deux bipèdes l'un à l'autre. Nous avons fait ressortir précédemment (p.) que, néanmoins, ces muscles n'ont pas perdu tout rôle locomoteur, car la marche des mammifères, même chez le bipède qu'est l'homme, s'accompagne toujours de mouvements de flexion de la colonne, aussi bien dans le sens dorso-ventral que dans le latéral, et, dans tous ces mouvements, les muscles spinaux agiront. Mais, quelque forte que

puisse être cette action, elle passe au deuxième plan quand on la compare à l'action locomotrice proprement dite des muscles des membres et des ceintures.

Aussi l'examen des coupes transversales du corps des reptiles et des mammifères (fig. 8 et 40) montre-t-il très nettement la diminution notable de l'épisme de ces derniers. Alors que, chez les poissons, il formait à peu près la moitié dorsale du tronc, que, chez les batraciens et les reptiles, il en représentait encore le tiers ou le quart, il est infiniment plus réduit chez les mammifères où, caché au fond des gouttières vertébrales, c'est à peine s'il constitue le huitième du tronc en hauteur, tandis qu'en largeur il reste bien loin de la ligne axillaire. En même temps, les muscles spinaux ont tout à fait perdu leur position superficielle : le double fait de leur réduction et de l'énorme développement des muscles des ceintures (principalement trapèze, grand dorsal et fessiers) a pour résultat qu'ils sont maintenant cachés, complètement recouverts par ces derniers. Aussi la seule étude des mammifères ne les avait-elle fait considérer que comme un des groupes musculaires du dos. Il a fallu la comparaison avec les anamniotes pour s'apercevoir que ce groupe a, en réalité, une valeur équivalente à tous les autres muscles du tronc et est l'homologue, bien réduit, de l'énorme masse dorso-latérale des poissons.

Deux facteurs principaux contribuent, au niveau du tronc, à diriger l'architecture de ces muscles. Le premier est que, lors de leur contraction, le point d'appui est essentiellement le bipède postérieur. Le second est l'existence, vers la partie moyenne du rachis, d'un centre de mouvement qui correspond au point maximum de flexion ventrale. La présence de ce centre est indiquée

par le fait que toutes les apophyses du tronc — épineuses, transverses, articulaires, mamillaires et accessoires, — sont centrées par rapport à une vertèbre spéciale, la « vertèbre diaphragmatique », qui est généralement l'avant-dernière ou l'antépénultième des vertèbres dorsales. Ainsi la colonne vertébrale se trouve subdivisée en deux segments dont l'un appartient au train antérieur, l'autre au postérieur.

Au niveau du cou, les conditions mécaniques ont relativement moins changé par rapport à celles des autosauriens. Comme chez ceux-ci, les mouvements sont toujours des mouvements dorso-ventraux et des mouvements latéraux. Mais le cou s'est bien mieux individualisé et il est plus mobile ; d'autre part la tête, beaucoup plus lourde, exige des muscles volumineux. Il va s'en suivre que les muscles de la nuque, quoiqu'ayant gardé les grands traits de leurs caractères reptiliens, tendront à devenir indépendants de ceux du tronc et à se scinder en faisceaux spécialisés. Leur point fixe est représenté par toute la portion de la colonne qui correspond au bipède antérieur (dernière cervicale et premières dorsales), et nous avons montré, à propos du squelette, les modifications caractéristiques des apophyses vertébrales à ce niveau.

Au niveau de la queue, les mouvements de flexion latérale sont dominants ; donc l'épisome reste aussi volumineux que l'hyposome. Le point fixe sera, naturellement, le bipède postérieur, et les muscles s'orienteront en conséquence.

Les considérations précédentes permettront facilement de comprendre les principales différences que les muscles spinaux des mammifères présentent vis-à-vis de ceux des autosauriens.

Muscles du tronc.

Dans toute la région thoracique, les trois grands systèmes reptiliens apparaissent nettement individualisés, mais, dans la région des lombes, ils convergent en une puissante masse charnue, l'*erector spinæ* (masse commune des auteurs), dont aucun reptile ne présentait la moindre trace. L'origine de cette masse est multiple : ilion, apophyses épineuses du sacrum et des vertèbres situées en arrière de la diaphragmatique, apophyses mamillaires des mêmes vertèbres. Au niveau de la diaphragmatique, le muscle, jusqu'alors unique, s'épanouit pour donner naissance à l'ilio-costalis, au longissimus, au spinalis et au semi-spinalis.

La valeur morphologique de l'*erector spinæ* a donné lieu à maintes discussions. Certains le rattachent exclusivement au longissimus, d'autres à l'ilio-costalis. Pour nous, son existence résulte essentiellement de la division de la colonne vertébrale des mammifères en deux trains : il appartient à la fois aux trois systèmes et est formé par la fusion des fibres longues destinées à solidariser le train postérieur avec l'antérieur. Ainsi tout l'ilio-costalis lombaire, toutes les fibres longues du longissimus et les deux couches superficielles du transverso-spinalis se sont soudées en un bloc à peu près homogène dont l'origine s'est étendue à toutes les saillies osseuses de la région ; dès qu'il arrive dans le train antérieur, le bloc se dissocie en ses parties constituantes (fig. 26), et cette disposition est en rapport avec ce que nous avons dit plus haut, à savoir que le train postérieur représente le point d'appui essentiel de l'animal. Cela nous explique pourquoi il ne pouvait pas se former d'*erector spinæ* chez les reptiles, puisque, chez ces vertébrés semi-ram-

pants, la statique vertébrale était tout autre, et qu'en particulier, la colonne ne formait pas la voûte si caractéristique des mammifères. Remarquons du reste que, chez les cétacés, où il n'y a naturellement pas de point d'appui postérieur, les trois systèmes restent indépendants sur tout leur trajet.

L'ilio-costalis dorsi a encore gardé quelque ressemblance avec celui des reptiles : même position sur le segment dorsal des côtes ; même séparation d'avec le *longissimus* par la ligne d'émergence des rameaux externes des nerfs dorsaux. Mais, chez les Eutheria, toute trace de métamérie a disparu, de sorte que les fibres musculaires, toujours obliques en avant et en dehors comme chez les reptiles, vont d'une côte à une autre en sautant cinq, six, ou plus, métamères. Il en est autrement chez les monotrèmes : chez l'échidné, une partie du muscle est faite de fibres strictement intercostales, allant d'une côte à la suivante (fig. 33) ; chez l'ornithorynque, le muscle est traversé d'intersections tendineuses qui, profondément, se fixent sur les côtes et doivent être regardées comme l'équivalent des myoseptes.

Le *longissimus dorsi* provient, en majeure partie, des apophyses épineuses lombaires par l'intermédiaire de la masse commune ; il s'étend tout le long du dos et se termine par autant de faisceaux qu'il y a de côtes et qu'il y a d'apophyses transverses. Ce muscle a donc totalement perdu la structure qu'il avait chez les reptiles et nous n'avons pu mettre à jour aucun aspect permettant de saisir le passage d'une disposition à l'autre. Il est cependant évident, l'innervation et la situation le prouvent, qu'il s'agit toujours là de la même formation. Profondément, de petits faisceaux intertransversaires, plus

ou moins bien développés suivant les espèces et les endroits, représentent les faisceaux identiques de certains reptiles.

Quant au système du *transverso-spinalis*, il a subi des modifications considérables, caractérisées surtout par la disparition du *spino-articularis* et par le clivage en plusieurs plans superposés de l'*articulo-spinalis* des reptiles. Le plan superficiel forme le muscle *spinalis* dont beaucoup d'auteurs ont fait un système séparé, opinion que contredisent et l'innervation et l'anatomie comparée. Détaché de l'*erector spinæ* où l'on peut suivre son origine sur les apophyses épineuses des vertèbres postdiaphragmatiques, ce muscle se termine sur les apophyses épineuses des vertèbres prédiaphragmatiques. Il est évident que son apparition est en rapport avec la division de la colonne en deux trains et qu'il est particulièrement adapté aux mouvements dorso-ventraux. Ainsi s'explique qu'il manquait chez les reptiles et que, parmi les mammifères, il ne soit vraiment bien différencié que chez ceux où le rôle statique de la colonne vertébrale est très accusé : grands ongulés, carnivores, primates.

Les plans sous-jacents sont très différemment compris suivant les auteurs ; ils correspondent à ce que beaucoup appellent le « muscle transversaire épineux », dénomination que nous préférons abandonner comme inutile et pouvant porter à confusion. Le muscle *semi-spinalis* a beaucoup d'analogies avec le *spinalis*. Allant des apophyses mamillaires des vertèbres postdiaphragmatiques aux épineuses des prédiaphragmatiques, il est, comme lui, à cheval sur les deux trains et plus ou moins soudé en arrière à l'*erector spinæ*. Nous avons montré que, chez beaucoup de mammifères, *spinalis* et *semi-spinalis* étaient

à peine séparables et cela permet de supposer que le premier s'est peu à peu différencié aux dépens du second, par l'apparition d'une origine secondaire sur les apophyses épineuses du train postérieur.

Le multifidus rappelle beaucoup le type de l'articulo-spinalis; formé de deux, trois, quatre, ou même plus, couches de faisceaux de plus en plus courts et de moins en moins obliques à mesure que plus profonds, il semble destiné à des mouvements locaux beaucoup plus qu'aux mouvements d'ensemble. De là vient qu'il reste indépendant de l'*erector spinæ* sous lequel il se poursuit. Nous avons indiqué que sa disposition variait suivant qu'on le considérait en avant ou en arrière de la vertèbre diaphragmatique; ces différences de structure correspondent à des différences de rôle : en effet, dans le train antérieur, la colonne vertébrale jouit de mouvements de rotation; ceux-ci sont exclus dans le postérieur.

La couche profonde du transversaire épineux comprend de petits muscles intervertébraux dont on dit souvent qu'ils ont gardé la disposition métamérique primitive. En réalité, ils sont bien métamériques, puisque strictement intervertébraux, mais ils ne sont pas primitifs, puisque nettement individualisés d'avec les autres muscles, alors que, chez les urodèles ou les autosauriens, ce n'était que difficilement que l'on pouvait les séparer et encore leur individualisation était-elle toujours incomplète. Dans la région postdiaphragmatique, il existe des interspinales et des intermamillaires. Dans la région prédiaphragmatique, les interspinales font généralement défaut, sauf chez les mammifères aquatiques; les intermamillaires ont disparu, comme les apophyses qu'ils unissaient. Mais on voit, sous le multifide, apparaître une série de petits

muscles transversaux, propres à cette région, les rotatores (rotateurs courts des auteurs).

Muscles du cou.

Chez les reptiles, on retrouvait dans le cou le prolongement des trois systèmes du tronc. Chez les mammifères, peut-être par suite de l'atrophie des côtes cervicales, le système de l'*ilio-costalis* fait habituellement défaut : un *ilio-costalis cervicis*, dépourvu d'ailleurs de toute métamérie, ne se rencontre guère que chez les anthropoïdes et l'homme parmi les mammifères terrestres. D'autre part les cétacés possèdent un *ilio-costalis capitis*, dont l'existence est probablement liée à la suppression virtuelle du cou.

Le système du *longissimus* était dédoublé chez les reptiles en deux muscles superposés, les *longissimus capitis profundus* et *superficialis*. Il est facile de trouver les représentants du muscle profond : il existe en effet, chez tous les mammifères, une série de faisceaux, couchés sur les apophyses transverses du cou, qui continuent en avant le *longissimus dorsi* et se poursuivent jusqu'à la tête. Nous avons décrit comme le plus fréquent le cas où ces faisceaux se répartissent en trois muscles : le *longissimus cervicis* (transversaire du cou), unissant les apophyses transverses des dorsales antérieures à celles des cervicales postérieures, le *longissimus atlantis*, allant des apophyses transverses postérieures du cou à l'atlas et le *longissimus capitis* (petit complexe), reliant les apophyses transverses dorsales antérieures et cervicales postérieures à la région mastoïdienne. La subdivision en trois (parfois même plus) du muscle unique des lézards s'explique par la longueur du cou des mammifères, son incurvation et la plus grande mobilité de ses divers segments ; déjà, chez

quelques sauriens, cette subdivision était ébauchée ; par contre, chez les cétacés, où le cou est réduit au maximum, le *longissimus profundus* redevient unique, comme chez la majorité des reptiles.

Quant au *longissimus capitis superficialis*, l'équivalent doit en être cherché, pour nous, dans le *splenius*. Nous avons exposé, dans le chapitre I, comment la plupart des auteurs, frappés de la direction oblique de ce muscle, avaient renoncé à le faire entrer dans un des grands systèmes spinaux, pour en faire une formation indépendante que plusieurs, à cause de leur même direction, allaient jusqu'à rapprocher de l'*obliquus caudalis* (grand oblique). Cependant quelques-uns, en particulier GEGENBAUR et EISLER, avaient aperçu les rapports entre le *splenius* et le *tractus latéral* (c'est-à-dire, pour eux, le *longissimus* et l'*ilio-costalis*), mais sans plus les spécifier. En réalité, c'est uniquement avec le *longissimus* qu'existent ces rapports : même innervation, terminaison fréquente de certains faisceaux (*splenius cervicis*) sur les apophyses transverses et, là, union avec les faisceaux correspondants du *longissimus cervicis* ; fusion à peu près constante du *longissimus capitis* avec les faisceaux les plus externes (mastoïdiens) du *splenius*, au niveau de leur insertion cranienne. D'autre part, pour chacun des muscles de la nuque des reptiles, il est facile de trouver un équivalent chez les mammifères ; seuls, restent isolés les deux muscles superficiels que constituent le *longissimus capitis superficialis* et le *splenius* ; on est donc fatalement entraîné à admettre leur homologie.

La grande difficulté est d'expliquer pourquoi les faisceaux d'origine ont abandonné les apophyses transverses pour les épineuses. Au fond, ce transfert est chose moins

étonnante qu'il ne semble. Nous avons montré qu'au niveau des lombes les faisceaux d'origine du longissimus et de l'ilio-costalis s'étaient aussi rejetés sur les apophyses épineuses du train postérieur, c'est-à-dire du grand point d'appui du tronc. Pourquoi n'en serait-il pas de même pour le splenius ? Ayant acquis chez les mammifères un rôle sustentateur de la tête qu'il n'avait pas chez les reptiles, ce muscle a reporté ses origines sur les apophyses épineuses des vertèbres du point d'appui du cou, c'est-à-dire les dernières cervicales et les premières dorsales¹. Cette tendance à prendre des origines épineuses est loin d'être propre aux muscles spinaux ; même chose s'observe, dès les anamniotes, pour les muscles des ceintures : glutæi en arrière, trapezius, rhomboïdes, latissimus dorsi en avant.

Le système du *transverso-spinalis* comprend superficiellement un gros muscle, le *transverso-spinalis capitis* (complexus major) dans lequel nous voyons l'homologue du muscle de même nom des sauriens. La grande puissance de ce muscle est fonction du développement de la tête, fait identique à celui que nous avons déjà signalé pour les crocodiliens. Chez un certain nombre de mammifères, en particulier l'homme et les carnivores, le *transverso-spinalis capitis* prend des origines supplémentaires sur les apophyses épineuses de C⁷ et des premières dorsales. Se basant sur ce fait, plusieurs auteurs ont admis qu'à ce muscle s'étaient incorporés les éléments d'un *spinalis capitis*. Pour nous, cette disposition ne fait que

1. Ce transfert a dû se réaliser par l'intermédiaire d'adhérences aponévrotiques. Du reste, les attaches épineuses du splenius sont, chez la plupart des mammifères, peu nombreuses. La majeure partie du muscle se fixe seulement sur le ligament cervical ou sur le raphé médian de la nuque.

confirmer notre théorie sur le déplacement des origines du splenius et de l'erector spinæ. De même que ceux-ci, le transverso-spinalis capitis tend, quand l'effort à faire devient plus considérable, à prendre un point d'appui supplémentaire sur les apophyses épineuses : ce que nous avons décrit pour le chien semble montrer que les faisceaux épineux se développent secondairement aux dépens du fascia profond des muscles spinaux. La grosse différence d'avec le splenius c'est que, néanmoins, le complexe n'abandonne pas ses origines transversaires.

Les intersections tendineuses du transverso-spinalis capitis des reptiles se retrouvent chez un certain nombre de mammifères : il peut y en avoir jusqu'à six. Il est curieux de constater que c'est dans un muscle qui s'était individualisé un des premiers (dès les prosauriens) que persistent, et sans but apparent, semble-t-il, les myoseptes qui ont disparu dans des muscles phylogénétiquement bien plus récents. Nous ne croyons pas cependant, comme le dit CHAINE, que le tendon intermédiaire du faisceau interne du grand complexe de l'homme ait la valeur d'une intersection. Sa longueur et sa situation constante contre l'apophyse épineuse proéminente de C⁷ nous suggérerait une autre pensée : conformément aux idées développées par Roux, ANTHONY et ROMIGNOT sur la genèse de certains tendons, nous croyons qu'il s'agit plutôt de l'apparition secondaire de fibres tendineuses en un point où le muscle subit une compression manifeste.

L'homologie du transverso-spinalis cervicis et des petits muscles sous-jacents avec les faisceaux de même nom des reptiles va de soi. Mais la question devient plus complexe pour les muscles suboccipitales. A ce sujet, toutes nos dissections nous portent à nous rallier à une théorie

émise, il y a déjà longtemps, par CHAPPUIS et, néanmoins trop peu connue. On se souvient que, chez les sauriens, le muscle suboccipitalis était traversé par la branche interne du premier nerf cervical; on pouvait donc, théoriquement, lui distinguer deux faisceaux. Chez les oiseaux (fig. 25), cette distinction devient réelle, car un interspace sépare, sur toute leur longueur, les fibres situées de part et d'autre du nerf. D'après CHAPPUIS, les muscles rectidorsales (droits postérieurs) des mammifères dérivent du faisceau interne. Il suffit de supposer que le corps charnu se clive dans un plan frontal; ainsi se trouveront isolés deux muscles superposés: l'un superficiel, qui vient de l'axis, le rectus major; l'autre profond, qui naît de l'atlas, le rectus minor. La possibilité de ce clivage est d'autant plus admissible que, chez les carnivores et quelques autres mammifères, on assiste à tous les stades d'un second clivage, qui dédouble le rectus major en deux faisceaux, un superficiel et un profond: il existe alors trois muscles droits.

Le faisceau externe se portait, primitivement, de l'apophyse épineuse de l'axis au crâne. CHAPPUIS suppose qu'il adhère en passant à l'apophyse transverse de C¹ et s'est ainsi trouvé coupé en deux corps indépendants: l'obliquus cranialis (petit oblique) et l'obliquus caudalis (grand oblique). Chez certains mammifères, les deux muscles sont encore dans le prolongement l'un de l'autre; ainsi l'orientation cranialement et en dedans du petit oblique serait secondaire.

Bien que CHAPPUIS n'ait pas considéré la physiologie des muscles sous-occipitaux, il semble que l'étude de celle-ci favorise sa conception. En effet, les mouvements de la tête avec les deux premières cervicales sont beaucoup

plus considérables chez les mammifères que chez les reptiles ; en particulier, la rotation est plus marquée. Or celle-ci se passe entre l'atlas et l'axis¹ et nous sommes portés à voir là le facteur déterminant de la division des deux faisceaux du muscle primitivement unique : dans le faisceau interne, les fibres atloïdiennes, qui participent aux mouvements de torsion, tendront à s'isoler des fibres axoïdiennes ; dans le faisceau externe, la section du muscle va résulter de sa compression par l'apophyse transverse de l'atlas devenu très mobile, absolument comme, chez les plantigrades, la compression du calcaneum entraîne le sectionnement du muscle planti-perforé en une partie jambière et une plantaire.

EISLER (228) a récemment objecté à CHAPPUIS que l'oblique cranialis était, en réalité, innervé par la branche externe du premier nerf dorsal ; il ne pourrait donc appartenir au système du transverso-spinalis, et cela d'autant plus que, d'après LEWIS (242), chez l'embryon humain, les deux droits et l'oblique caudal se différencient, seuls, aux dépens d'une plaque musculaire primitivement unique. L'auteur allemand conclut que l'oblique cranial appartient au tractus latéral, tandis que les deux droits et l'oblique caudal représentent les interarcuales des deux premiers espaces et l'interspinalis du premier.

Sans nous prononcer sur le bien fondé de l'argument embryologique, nous ferons remarquer que l'opinion d'EISLER repose sur cette donnée que le nerf qui traverse l'espace situé entre le grand droit et l'oblique cranial

1. Chez les oiseaux, les mouvements de rotation de la tête se passent entre l'occipital et l'atlas ; aussi le muscle sous-occipital garde-t-il le type reptilien.

représente la branche dorsale du premier nerf cervical. Or, chez les autosauriens, nous avons constaté que c'est la branche interne de ce premier nerf qui perfore le muscle suboccipitalis ; sa branche externe s'insinue sous le faisceau latéral du muscle pour innerver le longissimus capitis. Nous nous demandons alors si cette dernière branche n'aurait pas disparu chez les mammifères, et si celle que tous les anatomistes considèrent comme étant le premier nerf dorso-cervical, ne serait pas, en réalité, seulement l'équivalent de la branche interne des autosauriens. Dans ce cas, l'argument d'EISLER tomberait. De plus, nous ne croyons pas qu'il soit possible d'assimiler les muscles sous-occipitaux aux autres muscles intervertébraux et, ce faisant, nous nous élevons non seulement contre l'idée d'EISLER mais surtout contre toutes les théories qui encombrant les livres classiques et qui veulent absolument retrouver à ce niveau les mêmes faisceaux que dans le reste de la colonne.

Nos dissections nous ont montré que le muscle suboccipitalis apparaissait très tôt : il est différencié dès les prosauriens et il est probable qu'il s'est constitué d'emblée aux dépens de la partie profonde du transverso-spinalis de cette région, alors qu'en arrière de l'axis, les interneurales sont encore loin de s'être scindés en les nombreux faisceaux qu'on trouve chez les mammifères. Aussi, tout ce qu'on peut dire, c'est que le muscle suboccipitalis correspond au matériel des interneurales des deux premiers espaces, mais suboccipitalis d'une part, interneurales de l'autre, ont subi chacun leurs transformations propres et il serait vain de chercher à homologuer les différents muscles qui résultent de ces transformations.

TABLEAU III (Région du tronc.)

TÉLÉOSTÉEN	URODÉE	LACERTILIEN	MAMMIFÈRE
Segment médial	Segment médial. { fibres intermyo-septales. { fibres interosseuses. { fibres intermyo-septales.	{ M. articulo-spinalis. { M. spino-articularis. { Mm. inter-neurales. { partie latérale. { M. longissimus. { partie médiale.	{ M. spinalis. { M. semi-spinalis. { M. multifidus. { Mm. rotatores (au dos). { Mm. intermamillares (aux lombes). { Mm. interspinales. { M. longissimus. { Mm. intertransversarii (au dos). { Mm. mamillo-styloidei (aux lombes). Système du transverso-spinalis
Segment intermédiaire	Segment intermédiaire. { fibres interosseuses.	{ Fasc. intertransversarii dorsales] (non différenciés).	Système du longissimus.
Segment latéral	Segment latéral. { fibres intermyo-septales. { fibres interosseuses.	{ M. ilio-costalis.	{ M. ilio-costalis. Système de l'ilio-costalis.

TABLEAU IV (Région de la nuque.)

URODÈLE	LACERTILIEN	HOMME
Segment médial. { fibres intermyoseptales. { au niveau des deux premières vertèbres. { fibres interosseuses. { en arrière de la deuxième vertèbre.	{ M. transverso-spinalis capitis. { M. transverso-spinalis cervicis. { M. suboccipitalis. { faisceau interne. { faisceau externe.	{ M. transverso-spinalis capitis. { M. spinalis cervicis. { M. multifidus cervicis. { M. rectus cap. dorsalis major. { M. — — minor. { M. obliquus capitis cranialis. { M. — — caudalis. { Mm. interarticulares. { Mm. interspinales.
Segment intermédiaire. { fibres intermyoseptales. { fibres interosseuses.	{ M. longissimus capitis superficialis. { M. longissimus capitis profundus. { Fasc. intertransversarii dorsales (non différenciés).	{ M. splenius. { M. longissimus capitis. { M. longissimus cervicis. { Mm. intertransversarii dorsales.
Segment latéral. { fibres intermyoseptales. { fibres interosseuses.	{ M. ilio-costalis cervicis.	{ M. ilio-costalis cervicis. { Système de l'ilio-costalis.

Système du transverso-spinalis.

Système du longissimus cervicis.

Système de l'ilio-costalis.

Muscles de la queue.

La grande majorité des anatomistes décrivent les muscles dorsaux de la queue des mammifères comme des entités isolées, indépendantes des muscles du tronc. Toutes nos observations s'élèvent contre cette conception : chez les mammifères, comme chez les autres vertébrés, les premiers ne sont que le prolongement des seconds dont ils gardent nettement la structure et la disposition générale. Mais la limitation relative des mouvements de l'organe fait qu'ils subissent une simplification marquée. De plus, ils sont orientés en sens inverse de ceux du tronc, chose facile à comprendre puisque, pour les uns comme pour les autres, le point fixe est le bassin.

Nous avons ainsi décrit deux grands muscles : le transverso-spinalis caudæ (releveur interne des classiques) et le longissimus caudæ (releveur externe). En dehors, un muscle beaucoup plus court et inconstant, l'abductor dorsalis, représente, peut-être, le système de l'ilio-costalis mais, plus probablement, n'est qu'un long intertransversaire, dépendant du longissimus. Aucune comparaison directe avec les reptiles n'est possible, l'existence du système conique ayant totalement modifié l'architecture musculaire caudale de ces derniers.

Au cours de ce chapitre, nous avons exposé les grandes lignes de nos résultats sur les transformations des muscles de l'épísome et montré les relations indiscutables qui rattachent ces transformations aux changements des conditions fonctionnelles. Mais nos recherches n'ont pas été limitées à la musculature, puisque, constamment, nous avons dû envisager le squelette. Nous avons ainsi été amenés à quelques conclusions que nous ne pouvons

qu'indiquer brièvement, nous réservant de les développer dans des articles ultérieurs :

1° Le rapport étroit entre les myoseptes et les côtes, chez les anamniotes, donne à penser que celles-ci sont des formations primitivement indépendantes de la colonne vertébrale et résultent de l'ossification de portions définies des myoseptes. L'étude détaillée des conditions physiologiques auxquelles sont soumises ces pièces osseuses pourrait peut-être permettre de préciser les facteurs de leur apparition et de leurs variations chez les divers vertébrés. C'est ainsi que nous avons déjà indiqué que le déplacement des côtes chez les amniotes et la formation de nouvelles apophyses transverses paraissent en relation avec le développement des membres et la régression de l'épisome.

2° On admet généralement, qu'après un état amphicœle indifférent, les vertèbres deviennent, tantôt opisthocœles, tantôt procœles, et cela sans causes bien définies. La disposition des vertèbres cervicales des chéloniens, des surfaces articulaires du sacrum des anoures et de quelques autres articulations du rachis des vertébrés nous fait penser que la procœlie et l'amphicœlie ne sont pas des formes indifférentes : la considération des « centres de mouvement », des points d'insertion musculaire et du mode d'application des forces permettrait de comprendre pourquoi s'établit tantôt l'une, tantôt l'autre.

3° On considère d'habitude la direction des apophyses (essentiellement épineuses et transverses) des vertèbres comme directement influencée par les tractions des muscles, en ce sens que le muscle inclinerait l'os dans sa propre direction. C'est ainsi que BROCA a édifié toute une théorie destinée à expliquer les différences entre la

colonne vertébrale de l'homme et celle des primates quadrupèdes. L'examen des apophyses de divers tétrapodes, joint à la connaissance exacte des muscles qui s'y insèrent, porte à une opinion inverse : la traction des muscles détermine sur les apophyses une inclinaison de direction diamétralement opposée à cette traction. Les expériences de MORITA parlent du reste en ce sens.

4° Nous avons montré que certaines apophyses vertébrales auxquelles on voulait donner une haute signification ancestrale, l'apophyse mamillaire et l'apophyse styloïde, ne sont que des tubercules d'insertion (134).

De même, la vertèbre diaphragmatique des mammifères n'a pas la valeur fondamentale que certains auteurs lui accordent. Elle est fonction de la séparation de l'épissime en deux trains et disparaît dès que, pour une raison ou pour une autre, l'opposition cesse entre ces deux trains (136 *bis*).

CONCLUSIONS

Les muscles de l'épisme peuvent être définis comme toute cette portion de la musculature du tronc qui dérive de la moitié dorsale des myomères et qui, à de rares exceptions près, est exclusivement innervée par les branches dorsales des nerfs rachidiens. Très développée chez les vertébrés inférieurs, où elle est métamériquement cloisonnée, et s'étend en dehors jusqu'à la ligne latérale, cette musculature est très réduite chez les mammifères où elle est localisée aux gouttières vertébrales et forme les muscles dorso-spinaux.

Chez les *Poissons*, les muscles de l'épisme sont bien séparés de ceux de l'hyposome par un septum horizontal ; de plus, ils sont cloisonnés par les myoseptes, toujours coudés chez les adultes en un angle aigu ouvert en avant. Chacun des myomères dorsaux ainsi isolés peut être divisé en trois segments. Dans le segment latéral, situé en dehors de l'angle, les fibres musculaires sont légèrement obliques en avant et en dehors ; en outre, une certaine obliquité du myosepte dans le sens frontal fait qu'à ce niveau chaque myomère s'invagine sous celui qui le précède. Le segment intermédiaire correspond à l'angle du myosepte ; là, les fibres musculaires sont parallèles au plan médian, mais l'obliquité du myo-

septe dans le sens frontal est inverse de celle du segment précédent, de sorte que chaque myomère s'invagine sous celui qui le suit. Le segment médial correspond à la région située en dedans de l'angle : à son niveau, les cases musculaires, très obliques en avant et en dedans, s'imbriquent les unes sur les autres, comme les tuiles d'un toit. Dans tout cet ensemble, les fibres musculaires ont des attaches presque uniquement myoseptales. Les apophyses épineuses, qui se développent dans le septum dorsal, et les côtes supérieures, qui apparaissent le long des lignes d'intersection des myoseptes et du septum horizontal, ne reçoivent pour ainsi dire pas d'insertions musculaires.

La disposition des *Urodèles* est analogue à celle des Poissons, mais avec trois caractères nouveaux : les apophyses transverses, et le septum horizontal qui les prolonge, montent sur la base des arcs neuraux, d'où diminution relative de l'épisome ; les fibres profondes des myomères s'attachent sur les pièces vertébrales et forment des faisceaux courts interosseux : muscles intertransversaires, interneuraux et interépineux ; en arrière de la tête, les premiers myomères montrent une tendance à se cliver en muscles autonomes. Tous ces caractères peuvent être regardés comme résultant du début d'adaptation à la vie terrestre : la diminution de l'épisome s'explique par la réduction de son rôle locomoteur, aux dépens des membres qui sont des dérivés hypsomatiques ; l'apparition de faisceaux intervertébraux tient à ce que la colonne n'est plus, comme chez les poissons, une tige élastique réagissant aux contractions musculaires, mais forme le soutien du corps et les muscles tendent à agir directement sur elle ; l'individualisation

de faisceaux propres à la tête indique que celle-ci commence à acquérir une certaine indépendance de mouvements.

Chez les *Anoures*, les tétards ont encore des muscles d'urodèles. Les adultes présentent une musculature très spéciale et qui a évolué dans une tout autre voie que celle que suivront les amniotes. Il existe un grand muscle superficiel allant directement de la tête au coccyx et dans lequel les myoseptes tendent à disparaître; sous lui sont deux séries de muscles courts, intervertébraux. L'adaptation au saut, si profondément marquée chez ces amphibiens, est la cause de cette évolution particulière.

Avec les *Reptiles*, on voit apparaître une segmentation longitudinale et celle-ci tend à se substituer à la segmentation transversale primitive. C'est là un fait capital dans l'évolution de l'épisome et ses conséquences se font sentir chez tous les amniotes. D'une façon constante, la masse de l'épisome se clive, parallèlement à la colonne vertébrale, en trois grands tractus longitudinaux, l'un médial, le *transverso-spinalis*, l'autre moyen, le *longissimus*, le dernier latéral, l'*ilio-costalis*. Chacun d'eux est innervé par un rameau spécial du nerf dorsal. La cloison conjonctive qui sépare le premier du second tractus correspond à la ligne des apophyses articulaires, celle qui sépare le second du troisième, à la ligne des articulations costo-transversaires. Il est permis de supposer que c'est à cette situation différente des fibres musculaires par rapport aux deux grandes lignes d'articulation que doit être attribué leur clivage en trois séries.

Chez les *Prosauriens* et les *Sauriens*, l'*ilio-costalis* est cloisonné de myoseptes qui s'attachent profondément sur

les côtes et dont l'obliquité est telle que chaque case musculaire s'invagine sous celle qui la précède. Ce muscle correspond très nettement au segment latéral de l'épisome des anamniotes. Chez les autosauriens où les membres entrent en régression, les myoseptes s'atrophient progressivement; chez les ophidiens, l'atrophie est complète et le muscle ne comprend plus que des fibres longues, avec à peine quelques traces de métamérisation. Le *longissimus* est composé de faisceaux dont chacun s'invagine sous celui qui le suit et se termine par un tendon bifurqué en un V ouvert en avant qui se jette dans les aponévroses voisines et représente le seul reste des myoseptes. L'aspect de ce tendon et le sens de l'obliquité des fibres musculaires montrent que le *longissimus* correspond au segment intermédiaire de l'épisome des anamniotes. Le *transverso-spinalis* correspond au segment médial; ses faisceaux superficiels, muscle articulo-spinalis, se terminent sur des tendons, obliques en avant et en haut, dont chacun s'insère sur une apophyse épineuse et représente, probablement, le dernier vestige de la portion interne des myoseptes. Les fibres profondes forment un muscle inversement disposé, le *spino articularis*, et des faisceaux courts, intervertébraux.

Au niveau de la nuque, il existe, pour la première fois, des muscles nettement individualisés, et cette apparition concorde avec les données embryologiques qui montrent que le cou est une formation caractéristique des amniotes. L'*ilio-costalis* se prolonge en un muscle *ilio-costalis cervicis* qui s'étend jusqu'à l'atlas, parfois même jusqu'à la tête. Le *longissimus* reste indivis chez les prosauriens, mais, chez les autosauriens, il se clive en deux faisceaux superposés : *longissimus capitis superficialis* et *longis-*

simus capitis profundus. Le *transverso-spinalis* comprend essentiellement trois muscles : un long muscle superficiel qui va directement des premières apophyses articulaires du dos à la tête : le *transverso-spinalis capitis* ; un muscle profond qui ne dépasse pas l'axis, le *transverso-spinalis cervicis* ; un gros muscle triangulaire, également profond, le *suboccipitalis* qui unit les apophyses épineuses des deux ou trois premières vertèbres au bord dorsal du trou occipital. Constamment, ce muscle est traversé par la branche interne du premier nerf dorsal, qui tend à le subdiviser en deux faisceaux, externe et interne.

Dans la région caudale, mais seulement chez les autosauriens, l'épisome se différencie en muscles coniques très spéciaux et indépendants des trois systèmes susmentionnés.

D'une façon générale, l'étude comparative d'un grand nombre de sauriens montre nettement que les variations des différents muscles, leur volume et le degré plus ou moins marqué de leur métamérisation, sont en rapport avec les adaptations locomotrices.

Chez les *Chéloniens*, les muscles du tronc sont presque atrophiés chez les adultes, mais relativement volumineux chez les embryons à carapace non ossifiée. Par contre, les muscles de la nuque atteignent une différenciation très marquée et leur disposition permet de distinguer trois grands types, en rapport avec les trois modes de mobilité du cou.

Chez les *Crocodiliens*, l'épisome rappelle celui des autosauriens, mais la subdivision du *transverso-spinalis* en plusieurs couches superposées et inversement dirigées est poussée très loin. Il semble que cette structure se soit encore exagérée chez les *Dinosauriens*.

Chez les *Oiseaux*, la musculature du tronc est plus ou moins atrophiée, mais celle du cou atteint un degré de complication extrêmement marqué et où fait défaut toute trace de segmentation métamérique. L'innervation et les insertions permettent toujours d'y reconnaître les grands tractus longitudinaux, mais ceux-ci se sont surtout adaptés à des mouvements dorso-ventraux.

Chez les *Mammifères*, la colonne thoraco-lombaire forme une voûte élastique réunissant les deux bipèdes et supportant le poids de la masse viscérale qui ne repose plus sur le sol comme chez les tétrapodes à sang froid, puisque les mammifères sont des vertébrés « à membres dressés ». En conséquence, tandis que, chez les reptiles, les muscles de l'épisme étaient essentiellement des fléchisseurs latéraux de la colonne et, comme tels, jouaient un grand rôle dans la locomotion, chez les mammifères, ils agissent surtout comme des extenseurs du rachis, s'adaptant à en maintenir la courbure dorsale et, plus en avant, la cervicale.

Cette nouvelle fonction se manifeste par la présence, dans la région lombaire, d'une énorme masse charnue, l'*erector spinae*, qui prend son point fixe sur le train postérieur et s'épanouit, au niveau du train antérieur, en une série de faisceaux destinés aux côtes, aux apophyses transverses et aux apophyses épineuses. Cette masse est centrée par rapport à la vertèbre diaphragmatique. Elle est formée de plusieurs muscles, séparés en avant, mais étroitement soudés aux lombes, de sorte qu'au point de vue physiologique, ils ne font vraiment qu'un. Sa partie essentielle est représentée par le *longissimus* qui a complètement perdu toute structure métamérique et n'est plus composé que de faisceaux longs. En dehors, il s'est

annexé tous les faisceaux lombaires de l'*ilio-costalis*. En dedans, il s'est annexé le *spinalis* et le *semi-spinalis*, muscles différenciés aux dépens de la couche superficielle du *transverso-spinalis* dont ils partagent toujours l'innervation.

La partie thoracique de l'*ilio-costalis* reste indépendante de la masse commune et forme un étroit ruban composé de fibres longues intercostales; chez l'ornithorynque, il est encore traversé par des myoseptes. La réduction énorme de ce muscle par rapport aux Sauriens tient à ce que c'est essentiellement un fléchisseur latéral du rachis; son rôle est donc bien réduit chez les Mammifères. La partie profonde du *transverso-spinalis*, également indépendante de la masse commune, se scinde en un grand nombre de faisceaux obliques superposés qui, sous le nom de multifidus et de rotatores, contribuent à assurer la solidité de la colonne et jouent surtout un rôle de ligament actif.

Au niveau du cou, l'*ilio-costalis* fait généralement défaut. Abstraction faite des cétacés où, le cou ayant virtuellement disparu, ce système se prolonge jusqu'à la tête, la présence d'un *ilio-costalis cervicis* est à peu près caractéristique de l'homme et des anthropoïdes. Le *longissimus* se continue par au moins deux faisceaux, le *longissimus cervicis*, dont on trouve déjà l'équivalent chez quelques reptiles, et le *longissimus capitis*; tous deux représentent le *longissimus capitis profundus* des amniotes inférieurs. Le *splenius* est l'équivalent du *longissimus capitis superficialis* dont il ne diffère que par l'acquisition d'une origine épineuse. Le *transverso-spinalis* comprend, comme chez les reptiles, trois parties essentielles : *transverso-spinalis capitis*, *transverso-spinalis cervicis* et sub-

occipitalis. Mais ce dernier s'est scindé en muscles indépendants : le faisceau situé en dedans du premier nerf dorsal se clive en deux (majorité des mammifères) ou en trois (carnivores et quelques autres) muscles superposés, les muscles rectidorsales ; le faisceau externe prend une adhérence secondaire sur l'apophyse transverse de l'atlas et donne les deux muscles obliqui.

L'étude des cas spéciaux que constitue l'épisme des cheiroptères, des cétacés et de l'homme indique que, chez tous, la disposition des muscles s'est profondément adaptée aux conditions physiologiques nouvelles.

Dans l'ensemble, l'étude des transformations de l'épisme chez les divers vertébrés montre que, des poissons aux mammifères, trois grands caractères s'affirment : diminution progressive de volume, perte de la métamérisation, clivage en trois systèmes longitudinaux à l'intérieur desquels tendent à s'individualiser des muscles spéciaux. Tous ces caractères sont en relation étroite avec les conditions fonctionnelles : le passage à la vie terrestre, le soulèvement progressif du corps au-dessus du sol, le nouveau rôle locomoteur du rachis, sa séparation en régions distinctes, l'acquisition progressive de mouvements dorso-ventraux, etc., sont autant de facteurs qui ont entraîné la transformation des muscles.

Aussi notre travail peut-il être regardé comme une simple illustration de ce grand principe de l'anatomie comparée, que le système musculaire tend toujours à s'adapter étroitement aux conditions dans lesquelles il doit fonctionner.

ADDENDUM

Au cours de l'impression de ce mémoire, j'ai enfin pu prendre connaissance d'un important travail, paru il y a peu de temps sur le même sujet, mais qu'il m'avait été impossible jusqu'ici de me procurer (N. SEIHO : Zur vergleichenden Anatomie der eigentlichen Rückenmuskeln. *Morphol. Jahrbuch*, B^d 50, 1919, p. 167-318).

L'auteur n'a disséqué qu'un nombre restreint de types (Didelphys, Ornithorynchus, Echidna, Varanus, Sphenodon, Python, Cryptobranchus, Necturus, Cœcilia) mais il les a décrits avec beaucoup de détails et en poussant très loin l'étude de l'innervation de chaque muscle. Par contre, il a laissé de côté le point de vue fonctionnel et la recherche des relations entre les modifications des muscles et les changements dans l'éthologie de l'animal. Dans l'ensemble, ses conclusions ont beaucoup de points communs avec les miennes, mais avec certaines divergences que je me bornerai à signaler :

1° Reprenant les idées de GEGENBAUR, SEIHO admet que, fondamentalement, l'épisome comprend deux tractus, l'un interne, divisible en semi-spinalis et multifidus, l'autre externe, divisible en longissimus et ilio-costalis. La différenciation de ces deux tractus commencerait, au moins partiellement, chez les anoures et les gymnophiones ; l'auteur base cette opinion sur le fait que la couche profonde de ces batraciens (ilio-lumbaris des anoures) correspondrait à l'ilio-costalis des amniotes. J'ai exposé précédemment (chap. VIII, par. 2) les raisons pour lesquelles je ne crois pas à cette homologie que l'étude des poissons contredit encore.

2° Le passage de l'ilio-costalis des reptiles à celui des mammifères se ferait par allongement progressif de chaque myomère.

Chaque faisceau du muscle représenterait donc une case métamérique primitive et serait, fondamentalement, mononeure. Le point de départ de cette théorie est la disposition du varan, mais celle-ci est très spéciale et totalement différente de celle des nombreux autosauriens que j'ai étudiés. Mes dissections me font, au contraire, admettre la constitution du muscle par fusion des myomères avec disparition des myoseptes (cf. fig. 7, p. 103). Il y aurait donc, primitivement au moins, polyneurie. SEIHO reconnaît du reste que l'ilio-costalis du python est diploneure.

3° Chez Didelphys, et également chez l'homme (Arb. anat. Institut Jap. von Sendai, 1918, p. 1-5), l'auteur a constaté la présence de faisceaux intercostaux unimétamériques appartenant au système de l'ilio-costalis ; il les appelle Mm. intercostales dorsales. Ces muscles, dont j'accepte pleinement l'existence, représentent évidemment les fibres profondes, interosseuses, de l'ilio-costalis des autosauriens.

4° Les idées de SEIHO sur le longissimus correspondent à peu près à celles que j'expose. Lui aussi a constaté l'absence de ce muscle dans le dos d'Echidna, également d'Ornithorynchus. Par contre, il admet que le splénus n'appartient pas au longissimus, mais représente l'ilio-costalis capitis des reptiles. Sa démonstration, qui ne s'appuie que sur la dissection du varan, ne me paraît pas ébranler la mienne (cf. chap. VIII, par. 4).

5° Partant de la disposition de l'homme, SEIHO cherche à retrouver chez les vertébrés inférieurs l'équivalent du spinalis et du semi-spinalis : il conclut que l'articulo-spinalis des reptiles est l'équivalent du semi-spinalis des mammifères et le spino-articularis celui de leur spinalis ; il y aurait donc inversion complète des rapports puisque le spino-articularis des reptiles est sous-jacent à leur articulo-spinalis ! Il me semble beaucoup plus simple de supposer, comme je l'ai admis, que le spinalis est une formation nouvelle qui n'apparaît que lorsque la colonne vertébrale s'adapte aux mouvements dorso-ventraux : mammifères, oiseaux, cou des tortues et, à l'état d'ébauche, des sauriens.

6° Le rectus capitis major appartiendrait au système du spinalis, l'obliquus cranialis à celui du longissimus.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE¹

I. — Traités ou articles d'ordre général.

1. AMANS (P.). — Comparaison des organes de la locomotion aquatique. *Annales des Sciences naturelles; Zoologie*; 7^e série, t. VI, 1888, p. 1-164.
2. BARTHEZ (J.). — Nouvelle mécanique des mouvements de l'homme et des animaux. Carcassonne, 1798.
3. BAUR (G.). — Ueber Rippen und ähnliche Gebilde und deren Nomenclatur. *Anat. Anzeiger*; B^d 9, n^o 4, 1893, p. 116-120.
4. CARUS (C.). — Traité élémentaire d'anatomie comparée. Trad. française; Bruxelles, 1838, t. I.
5. CHAINE (J.). — Caractères des muscles polygastriques. *Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*; t. CXL, n^o 9, 1905, p. 593-595.
6. — Observations sur les intersections tendineuses des muscles polygastriques. *Ibidem*; t. CXL, n^o 21, 1905, p. 1419-1422.
7. CHAPPUIS. — Die morphologische Stellung der kleinen, hinteren Kopfmuskeln. *Zeitschrift für Anat. und Entwicklungsgesch*; B^d II, 1877, p. 287-297.
8. CUVIER (G.). — Leçons d'anatomie comparée, 2^e édition; Paris, 1835, t. I.
9. DEBIERRE (Ch.) et LEMAIRE (L.). — Les muscles spinaux postérieurs; leur valeur morphologique. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*; t. XXXII, 1896, p. 601-619.
10. GEGENBAUR (C.). — Zur Systematik der Rückenmuskeln. *Morphol. Jahrbuch*; B^d 24, 1896, p. 205-209.
11. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig, 1898, B^d I.
12. HUMPHRY (G. M.). — On the disposition of Muscles in Vertebrate Animals. *Journal of Anat. and Physiol.*; vol. 6, 1872.

1. Jusqu'en 1914, notre bibliographie est à peu près complète, exception faite des ouvrages d'anatomie humaine ou vétérinaire dont nous n'avons cité que les plus importants. A partir de 1914, il ne nous a pas été possible de consulter tous les périodiques étrangers, surtout allemands et autrichiens. Il se peut donc que quelque mémoire traitant du sujet que nous étudions ait été omis.

13. HUXLEY (Th.). — Eléments d'anatomie comparée des animaux vertébrés. Trad. française; Paris, 1875.
14. LICKLEY (D.). — On the Morphology of the Human Intertransverse Muscles. *Journal of Anat. and Physiol.*; vol. 39, 1905, p. 90-98.
15. MAREY (E.). — Le mouvement. Paris, 1894.
16. MAURER (F.). — Die Rumpfmuskulatur der Wirbeltiere und die Phylogenese der Muskelfaser. *Ergebnisse für Anat. und Entwicklungsgesch.*; Bd 9, 1899, p. 691.
17. — Die Entwicklung des Muskelsystems, 1904; t. III, 1^{re} partie du « Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere », de O. HERTWIG, 1906.
18. MECKEL (J. F.). — Traité général d'anatomie comparée. Trad. française; Paris, 1829 et seq.
19. MÜLLER (J.). — Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, der Cyclostomen mit durchbohrten Gaumen. *Abhandlungen der Königl. Akad. der Wissensch. in Berlin, physikalische Klasse; Osteologie und Myologie*: 1834, p. 65; *Neurologie*: 1838.
20. OWEN (R.). — Principes d'ostéologie comparée ou Recherches sur l'archétype et les homologues du squelette vertébré. Trad. française; Paris, 1855.
21. — On the Anatomy of Vertebrates. London, 1866 (vol. 1 et 2), 1868 (vol. 3).
22. ROMIGNOT (J.). — Du rôle de la compression active dans la localisation des tendons. *Thèse de médecine*, Lille, juillet 1902.
23. SCHNEIDER (A.). — Ueber die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Muskelsystems der Wirbeltiere. *Sitzungsberichte der Oberhessischen Ges.*; Gieszen, déc. 1873.
24. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere; III^{er} Theil: Grundzüge einer Myologie der Wirbeltiere; Berlin, 1879.
25. STANNIUS (H.). — Vertébrés, in: Manuel d'anatomie comparée de Th. de SIEBOLD et H. STANNIUS; Trad. française, Paris, 1849.
26. VALLOIS (H. V.). — Les transformations de la musculature de l'épisme chez les vertébrés. *Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*; t. CLXX, 1920, p. 407-409.
27. — Les transformations de la métamérie musculaire dans l'épisme des vertébrés *Comptes rendus de la Soc. de Biologie*; t. LXXXIII, 1920, p. 111-112.
28. VIALLETON (L.). — Eléments de morphologie des Vertébrés. Paris, 1911.
29. — Conditions morphologiques du bassin des Vertébrés tétrapodes; *Bulletin de l'Acad. des Sciences et Lettres de Montpellier*, 1917, p. 70-114.

30. VIALLETON (L.). — Ceinture pectorale et thorax des Vertébrés tétrapodes; *Ibidem*, 1917, p. 170-214.
 31. WIEDERSHEIM (R.). — Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 2^{te} Auflage. Jena, 1886.
 32. WILDER (H.). — History of the Human Body. New-York, 1909.

II. — Poissons.

33. ANTHONY (R.). — Contribution à l'étude morphologique générale des caractères d'adaptation à la vie arboricole chez les Vertébrés. *Annales des Sc. naturelles; Zoologie*; 1912, p. 101-342.
 33 bis. BISSELIK (J.-W. VAN). — Note in the Innervation of the Trunk-myotome. *Proceed. Koninkl. Akad. Wetenschappen Amsterdam*; avril 1905, p. 708-711.
 34. CHEVREL (R.). — Essai sur la morphologie et la physiologie du muscle latéral chez les poissons osseux. *Archives de Zoologie expériment. et générale*; t. LII, 1913, p. 473.
 35. DIETZ (P. A.). — Ueber die Form der Myotome der Teleostier und ihre Beziehung zur äusseren Leibesgestalt. *Anat. Anzeiger*; B^d 44, 1913, p. 56-64.
 36. GÖPPERT (E.). — Untersuchungen zur Morphologie der Fischripen. *Morphol. Jahrbuch*; B^d 23, 1895, p. 145.
 37. — Bemerkungen zur Morphologie der Rippen. *Ibidem*; B^d 25, 1897, p. 244.
 38. GÖTTE (A.). — Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere. *Archiv für mikrosk. Anat.*; B^d 15, 1878, p. 143-147.
 39. HARRISON (R.). — Die Entwicklung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier. *Ibidem*; B^d 46, 1895, p. 500-578.
 40. HOUSSAY (F.). — Forme, puissance et stabilité des poissons. Paris, 1912.
 41. HUMPHRY (G. M.). — The muscles of the smooth Dog-Fish (*Mustelus lævis*). *Journal of Anat. and Physiol.*; vol. 6, 1872.
 42. — The muscles of *Ceratodus*. *Ibidem*; vol. 6, 1872.
 43. — The muscles of *Lepidosiren annectens* with the cranial nerves. *Ibidem*; vol. 6, 1872.
 44. KLAATSCH (H.). — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. *Morphol. Jahrbuch*; B^d 19 et 20, 1893; B^d 22, 1895.
 45. LANGEAAN (J. W.). — On the form of the trunk-myotome. *Proceed. koninkl. akad. Wetenschappen Amsterdam*; 28 may 1904, p. 34.
 46. RABL (C.). — Theorie des Mesoderms, II^e Theil. *Morphol. Jahrbuch*; B^d 9, 1893, p. 65.

47. VALLOIS (H. V.). — Les muscles de l'épisome chez les Poissons. *Bulletin de la Soc. des Sc. médic. et biol. de Montpellier*; janvier, 1920.
48. WICKSTRÖM (A.). — Ueber die Innervation und den Bau der Myomeren der Rumpfmuskulatur einiger Fische. *Anat. Anzeiger*; Bd 13, 1897, p. 401.

III. — Batraciens.

1° GÉNÉRALITÉS ET APODES

49. DUGÈS (A.). — Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges. *Mémoires des savants étrangers à l'Acad. des Sciences*; t. VI, Paris, 1834.
50. GADOW (H.). — Amphibia and Reptilia, in « The Cambridge Natural History », vol. 7, London, 1901.
51. HOFFMANN (C. K.). — Amphibien, in « Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs; Bd 6, Th. 2 »; 1873-1878.
52. VALLOIS (H. V.). — Les muscles de l'épisome chez les Amphibiens, *Bulletin de la Soc. des Sc. médic. et biol. de Montpellier*; janvier 1920.
53. WIEDERSHEIM (R.). — Die Anatomie der Gymnophionen. Jena, 1879.

2° URODÈLES

54. DAVISON (A.). — The arrangement of Muscular Fibres in *Amphiuma tridactyla*. *Anat. Anzeiger*; Bd 9, n° 11, 1894, p. 322-336.
55. GÖPPERT (E.). — Die Morphologie der Amphibienrippen. *Festschrift für C. Gegenbaur*; Bd 1, Leipzig, 1896.
56. HUMPHRY (G. M.). — The muscles and nerves of *Cryptobranchus japonicus*. *Journal of Anat. and Physiol.*; vol. 6, 1872.
57. MIVART (G.). — Notes on the myology of *Menopoma alleghaniense*. *Proceed. of the Zool. Soc. of London*; 1869, p. 254.
58. — Notes on the myology of *Menobranchus lateralis*. *Ibidem*; 1869, p. 450.
59. VAILLANT (L.). — Mémoire pour servir à l'histoire naturelle de la Sirène lacertine. *Annales des Sciences naturelles; Zoologie*; 1863, p. 295-346.

3° ANOURES

60. BEDDARD (F.). — Notes upon the Anatomy of a Species of Frog of the genus *Megalophrys* with References to other Genera of Batrachia. *Proceed. of the Zool. Soc. of London*; 1907, p. 324.

61. BEDDARD (F.). — On the Musculature and other Points in the of the Anatomy Engystomatid Frog, *Breviceps verrucosus*. *Ibidem*; 1908, p. 11.
62. — A contribution to the Knowledge of the Batrachian Rhinoderma Darwini. *Ibidem*; 1908, p. 678.
63. COLLAN (A.). — Jemförande Anatomisk Beskrifning öfver Muskel-systemat hos Paddan (*Bufo cinereus* Schneid). *Thèse inaugurale*; Helsingfors, 1847.
64. GAUPP (E.). — III^e édition de « Anatomie des Frosches » de A. ECKER et R. WIEDERSHEIM, Braunschweig, 1896 (Abth. I).
65. GÖTTE (A.). — Die Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*). Leipzig, 1875.
66. KLEIN. — Beiträge zur Anatomie der ungeschwänzten Batrachier (*Rana temporaria*, L.). *Jahreshefte des Vereins für vaterl. Naturk. in Württemberg*; 6 Jhg., 1850, p. 1.
67. ZENCKER (J. C.). — Batrachomyologia. *Inaug. Dissert.*; Jena, 1825.

IV. — Reptiles.

1° GÉNÉRALITÉS

68. DUMÉRIL (C.) et BIBRON (G.). — Erpétologie générale; 9 volumes. Paris, 1834-1854.
69. GADOW (H.). — Beiträge zur Myologie der hinteren Extremität der Reptilien, *Morph. Jahrbuch*; Bd 7, 1882, p. 329-467. (Voir aussi n° 50.)
70. HOFFMANN (C. K.). — Reptilien, in « Bronn's Klassen und Ordnungen des « Tier-Reichs »; Bd 6, Th. 3 »; 1890.

2° PROSAURIENS

71. GÜNTHER (A.). — Contribution to the Anatomy of Hatteria. *Philosophical Trans. of the Royal Soc.*; vol. 157, p. 2, 1867, p. 595.
72. OSAWA (G.). — Beiträge zur Anatomie des Hatteria punctata. *Archiv. für mikrosk. Anat.*; Bd 51, 1898, p. 481.

3° AUTOSAURIENS

73. HUMPHRY (G. M.). — Dissection of the Uromastix spinipes. *Observations in Myology*; Cambridge, 1872; p. 61-64.
74. MIVART (G.). — Notes on the Myology of Iguana tuberculata. *Proceed. of the Zoolog. Soc. of London*; 1867, p. 766.
75. — On the Myology of Chamælon parsonii. *Ibidem*; 1870, p. 850.

76. SANDERS (A.). — Notes on the Myology of *Platydictylus japonicus*. *Ibidem*; 1870, p. 413.
77. — Notes on the Myology of *Lirolepis belli*. *Ibidem*; 1872, p. 154.
78. — Notes on the Myology of the *Phrynosoma coronatum*. *Ibidem*; 1874, p. 71.
79. VALLOIS (H. V.). — Les muscles de l'épisme chez les Autosauriens. *Bulletin de la Soc. des Sc. méd. et biol. de Montpellier*; janvier, 1920.
80. VIRCHOW (H.). — Mechanik der Wirbelsäule des *Varanus varius*. *Archiv für Anat.*; 1914, p. 69.

4° OPHIDIENS

81. ALTON (E. d'). — Beschreibung des Muskelsystems eines Python bivittatus. *Archiv für Anat., Physiol. und wiss. Medicin*; 1834, p. 346, 432 et 528.
82. BOWMANN (W.). — Locomotion des serpents in article « Motion animal » de : *Todd's Cyclopaedia of Anat. and Physiology*. London, 1839-1847, vol. 3.
83. HASSE (C.) et SCHWARCK. — Studien zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. *Hasse, Anatomische Studien*; B^d 1, H. 1, Leipzig, 1870.
84. HÜBNER. — De organis motorii Boæ carinæ. Berolini; 1815.
85. ROCHEBRUNE (A. T. de). — Mémoire sur les vertèbres des Ophiidiens. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*; t. XVII, 1881, p. 185-229.
86. VALLOIS (H. V.). — Les muscles de l'épisme chez les Ophiidiens. *Bulletin de la Soc. des Sc. méd. et biol. de Montpellier*; février 1920.

5° CHÉLONIENS

87. BOJANUS (L.). — *Anatome testudinis europææ*. Vilna, 1819-1821.
88. OGUSHI (K.). — Anatomische Studien an der japanischen dreikralligen Lippenschildkröte (*Trionyx japonicus*). I Mitteilung (squelette): *Morphol. Jahrbuch*; B^d 43, 1911, p. 1-106; — II Mitt. (muscles et nerfs): *Ibidem*; B^d 46, 1913, p. 299-562.
89. RATHKE (H.). — Ueber die Entwicklung der Schildkröten. Braunschweig, 1848.
90. VAILLANT (L.). — Mémoire sur la disposition des vertèbres cervicales chez les Chéloniens. *Annales des Sc. naturelles; Zoologie*; 6^e série, t. X, article 7, 1879-1880.
91. VALLOIS (H. V.). — Les muscles de l'épisme chez les Chéloniens. *Bulletin de la Soc. des Sc. médic. et biol. de Montpellier*; février 1920.

92. WIEDEMANN (C.). — Anatomische Beschreibungen der Schildkröten. *Archiv für Zoologie und Zootomie*; B^d 2 et 3, Braunschweig, 1802.

6° CROCODILIENS

93. BUTTMANN (H.). — De musculis Crocodili. *Inaug. Dissert.*; Halæ, 1826.
 94. HAIR (P.). — On the arrangement of the muscular fibres of the Alligator. *Journal of Anat. and Physiol.*; vol. 2, 1868, p. 26-41.
 95. RATHKE (H.). — Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig, 1866.
 96. VALLOIS (H. V.). — Les muscles de l'épisme chez les Crocodiliens. *Bulletin de la Soc. des Sc. médic. et biolog. de Montpellier*; février 1920.
 97. VIRCHOW (H.). — Ueber die Alligatorwirbelsäule. *Archiv. für Anat.*; 1914, p. 103.

7° REPTILES FOSSILES

98. BROWN (B.). — *Corythosaurus casuarius*: Skeleton, Musculature and Epidermis. *Bull. of the Amer. Museum of Nat. Hist.*; vol. 35, 1916, art. 38, p. 709-716.
 98 bis. DOLLO (L.). — Note sur les ligaments ossifiés des Dinosauriens de Bernissart. *Arch. de Biologie*; t. VII, 1887, p. 240-266.
 99. GREGORY (W. K.) et CAMP (C. L.). — Studies in comparative Myology and Osteology. N° III. *Ibidem*; vol. 38, 1918, art. 15, p. 447-563.
 100. VALLOIS (H. V.). — Reconstitution de quelques muscles des Dinosauriens ornithopodes. *Comptes rendus de la Soc. de Biologie*; t. LXXXV, 1921, p. 971-973.

V. — Oiseaux.

101. ALIX (E.). — Essai sur l'appareil locomoteur des oiseaux. *Thèse de Sciences*; Paris, novembre 1874.
 102. — Mémoire sur l'ostéologie et la myologie du *Nothura major*. *Journal de Zoologie*; t. III, 1874, p. 167-214 et 252-285.
 103. — Sur la myologie du *Rhynchotus rufescens*. *Ibidem*; t. V, 1876, p. 411-412.
 104. BEDDARD (F.) et MITCHELL (P.). — On the Anatomy of *Palamedea cornuta*. *Proceed. of the Zool. Soc. of London*, 1894, p. 536.
 105. CUNNINGHAM (R. O.). — Notes on some points in the Anatomy of three Kingfishers: *Ceryle stellata*, *Dacelo gigas*, *Alcedo ispida*. *Ibidem*, 1870, p. 280-283.

106. DÖNITZ (W.). — Ueber die Halswirbelsäule der Vögel aus der Gattung Plotus. *Archiv. für Anat., Physiol und wissenschaft. Medicin*; 1873, p. 357-360.
107. FORBES (A.). — On some points in the Anatomy of the Indian Darker (Plotus melanogaster) and on the Mechanism of the Neck in the Darters (Plotus) in connexion with their Habits. *Proceed. of the Zool. Soc. of London*; 1882, p. 208-212.
108. GADOW (H.) et SELENKA (E.). — Vögel, in « Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs ; B^d 6, Th. 4 »; 1891.
109. GARROD (A.). — Notes on the Anatomy of Plotus anHINGA. *Proceed. of the Zool. Soc. of London*; 1876, p. 335.
110. GERVAIS (P.) et ALIX (E.). — Ostéologie et Myologie des Manchots ou Spheniscidæ. *Journal de Zoologie*; t. VI, 1877, p. 424.
111. NITZSCH-GIEBEL. — Beiträge zur Anatomie der Möwen. *Zeitschrift für die ges. Naturw.*; B^d 10, 1857, p. 20.
112. — Zur Anatomie der Papageien. *Ibidem*, B^d 19, 1862.
113. OWEN (R.). — Monograph on the Apteryx australis, including its myology. *Trans. of the Zool. Soc. of London*; vol. 3, 1839-1849, p. 277.
114. TIEDEMANN (F.). — Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Heidelberg, 1810-1814.
115. VALLOIS (H. V.). — Les muscles de l'épisme chez les Oiseaux. *Bulletin de la Soc. des Sc. méd. et biol. de Montpellier*; février 1920.
116. VICQ D'AZYR. — Mémoires pour servir à l'étude des oiseaux. *Mémoires de l'Acad. royale des Sciences* (4 mémoires); Paris, 1872-1878.
117. VIRCHOW (H.). — Die Wirbelsäule des Strauszes. *Archiv für Anat.*; 1915, p. 213.
118. — Bewegungsmöglichkeiten der Wirbelsäule des Flamingo. *Ibidem*; 1915, p. 245.
119. WATSON (M.). — Report on the Anatomy of Spheniscidæ collected during the Voyage of H. M. S. Challenger. *Report on the Scientific Results of the Voyage of H. M. S. Challenger*; Zoology; vol. 7, 1883.
120. WIEDEMANN (C.). — Von den Muskeln des Schwanes. *Archiv. für Zool. und vergl. Anat.*; B^d 2, 1802, p. 68.

VI. — Mammifères.

1° GÉNÉRALITÉS

121. CHAINE (J.). — Projet de réforme de la nomenclature myologique, établi par une commission internationale. Bordeaux, 1911.

122. CHAUVEAU (A.), ARLOING (S.) et LESBRE (F.). — Anatomie comparée des animaux domestiques. 5^e édition ; t. I, Paris, 1903.
123. CUVIER (G.) et LAURILLARD. — Recueil de planches de myologie. Paris, 1849.
- 123 bis. GOTTLIEB (H.). — Die Antiklinik der Wirbelsäule der Säugetiere. *Morph. Jahrbuch* ; Bd 49, t. 914, p. 179-220.
124. HAAK (K.). — Vergleichende Untersuchungen über die Muskulatur der Gliedmassen und des Stammes bei der Katze, dem Hasen und Kaninchen. *Inaug. Dissert. Veterinärmediz. Fak.* ; Bern, janvier 1903.
125. HUGHES (A.). — Die Drehvorrichtungen des menschlichen Wirbelsäule und die sogenannten Mm. rotatores. *Archiv. für Anat. und Phys.* ; 1892.
126. JÄGER (C.). — Musculus lumbo-costalis, vergleichend-anatomisch untersucht. *Ibidem* ; 1854, p. 160-165.
127. LECHE (W.) et GIEBEL (G.). — Säugetiere (Osteologie et Myologie), in « Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs ; Bd 6, Th. 5. ; » 1874-1900.
128. LE HELLO (P.). — Actions musculaires et ligamenteuses préposées au maintien de la station debout chez le cheval. *Journal de l'Anatomie* ; 1902, p. 276-281.
129. — Puissances locomotrices essentielles. *Ibidem* ; 1914, p. 321-341.
130. LESBRE (F. X.). — Etude historique et critique de la nomenclature anatomique vétérinaire en langue française. *Bulletins et Mém. de la Soc. des Sc. vétérinaires de Lyon* ; décembre 1911.
131. MORITA (S.). — Ueber die Ursachen der Richtung und Gestalt der thoracalen Dornförsätze der Säugetierwirbelsäule. *Anat. Anzeiger* ; Bd 42, 1912, p. 1-10. — Voir aussi : *Archiv. f. Entr. Mech.* ; Bd 37, 1913, p. 159-182.
132. RETZIUS (A.). — Ueber die richtige Deutung der Seitenförsätze an den Rücken und Lendenwirbeln beim Menschen und bei den Säugetieren. *Archiv. für Anat., Physiol. und wiss. Medicin* ; 1849, p. 593-685.
133. THEILE (FR.). — Entdeckung der Rotatores dorsi beim Menschen und den Säugetieren. *Müller's Archiv für Anat.* ; 1839, p. 102-117.
134. VALLOIS (H. V.). — La signification des apophyses mamillaires et accessoires des vertèbres lombaires. *Comptes rendus de la Soc. de Biologie* ; t. LXXXIII, 1920, p. 113-115.
135. — Les muscles de l'épissime chez les mammifères quadrupèdes. *Bulletin de la Soc. des Sc. méd. et biol. de Montpellier* ; février 1920.

136. VALLOIS (H. V.). — La valeur morphologique des muscles spinaux chez les mammifères. *C. R. de l'Association des Anatomistes* ; Paris, 1921.
- 136 bis. — La vertèbre diaphragmatique et la séparation des colonnes dorsale et lombaire chez les mammifères. *Comptes rendus de la Soc. de Biologie* ; t. 85, 1921, p. 974-975.
137. WEBER (M.). — Die Säugetiere. Jena, 1904.

2° MONOTRÈMES

138. COUES (E.). — On the myology of the Ornithorynchus. *Proc. Essex Institute* ; vol. 6, 1871, p. 127.
139. MAURER (F.). — Cité par EISLER, in n° 228. L'indication bibliographique du travail de MAURER fait défaut.
140. MIVART (G.). — On some points in the Anatomy of Echidna hystrix. *Transact. of the Linnean Soc. of London* ; vol. 25, p. 3, 1866, p. 379.

3° MARSUPIAUX

141. COUES (E.). — On the Osteology and Myology of Didelphys virginiana. *Memoirs of the Boston Soc. of Nat. Hist.* ; vol. 2, p. 1, n° 3, 1872, p. 41.
142. MACALISTER (A.). — On the Myology of the Wombat (*Phascolumys wombata*) and the Tasmanian Devil (*Sarcophilus ursinus*). *Annals and Mag. of Natur. History* ; vol. 5, 4th series, 1870, p. 153.
143. — The muscular Anatomy of the Koala (*Phascolarctos cinereus*). *Ibidem* ; vol. 10, 4th series, 1872, p. 127.
144. PARSONS (F.). — On the Anatomy of Petrogale xanthopus, compared with that of other Kangaroos. *Proceed. of the Zool. Soc. of London* ; 1896, p. 683.
145. VROLIK (W.). — Ontleedkundige Nasporingen omtrent Dendrolagus inustus. *Verh. der Koninkl. Akad. van Wetensch. ; Natuurkunde* ; 5^{de} Deel, 1857, p. 1-36.
146. WINDLE (B.) et PARSONS (F.). — On the Anatomy of Macropus rufus. *Journal of Anat. and Phys.* ; vol. 32, 1898, p. 118-134.
147. YOUNG (A.). — The muscular Anatomy of the Koala (*Phascolarctos cinereus*). *Ibidem* ; vol. 16, 1882, p. 217-242.

4° INSECTIVORES ET CHEIROPTÈRES

148. DOBSON (G.). — Notes on the Anatomy of the Erinaceidæ. *Proceed. of the Zool. Soc. of London* ; 1881, p. 389.
149. — A Monograph of the Insectivora. London, 1883-1890.

150. LECHE (W.). — Zur Anatomie der Beckenregion bei Insectivora. *Kongl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handl.* ; B^d 20, n^o 4, 1883, p. 1-113.
151. — Ueber die Säugetiergattung Galeopithecus. *Ibidem* ; B^d 21, p. 2, 1884-1885, p. 1-92.
152. MACALISTER (A.). — The Myology of the Chiroptera (Pteromys y inclus). *Philos. Trans. of the Royal Soc. of London* ; vol. 162, 1872, p. 125-171.
153. MAISONNEUVE (P.). — Ostéologie et Myologie du Vespertilio murinus. *Thèse de Sciences* ; Poitiers, 1878.
154. PARSONS (F.). — On the muscles and joints of the Giant Golden-Mole (Chrysochloris Trevelyani). *Proc. of the Zool. Soc. of London* ; 1901, p. 26.

5° EDENTÉS (sensu lato).

155. BURNE (R.). — A Contribution to the Myology and Visceral Anatomy of Chlamydophorus truncatus. *Ibidem* ; 1901, p. 104.
156. HYRTL (J.). — Chlamydophori truncati cum Dasyode gymnuo comparatum Examen anatomicum. *Denkschr. der K. Akad. der Wiss Wien* ; *Math. Naturw. Kl.* ; 9^{te} B^d, 1855, p. 1.
157. MACALISTER (A.). — On the Myology of Bradypus tridactylus ; with Remarks on the general Muscular Anatomy of the Edentata. *Annals and Mag. of Nat. Hist.* ; vol. 4, 1869, p. 51.
158. — A Monograph on the Anatomy of Chlamydophorus truncatus Harlan, with Notes on the Structure of other species of Edentata. *Trans. of the Royal Irish Acad.* ; vol. 25, 1875, p. 219.
159. MACKINTOSH (H.). — On the Myology of the Genus Bradypus. *Proceed. of the Royal Irish Acad.* ; vol. 11, 1870-1874, p. 517.
160. — On the Muscular Anatomy of Choloepus didactylus. *Ibidem* ; vol. 12, 1875-1877, p. 66.
161. MURIE (J.). — On the Habits, Structure and Relations of the Three-Banded Armadillo (Tolypeutes conurus I. Geoff.). *Trans. of the Linnean Soc. of London* ; vol. 30, 1870-1875, p. 71.
162. WINDLE (B.) et PARSONS (F.). — On the Myology of the Edentata. *Proceed. of the Zool. Soc. of London* ; 1899, p. 314.

6° RONGEURS

163. ALEZAIS (H.). — Etude anatomique sur le cobaye. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.* ; 1898, p. 735 ; 1900, p. 635 ; 1901, p. 102 et 270.
164. KRAUSE (W.). — Anatomie des Kaninchens. 2^{te} Auflage. Leipzig, 1884.

165. PARSONS (F.). — On the Myology of the Sciurormorphine and Hystricomorphine Rodents. *Proc. of the Zool. Soc. of London*; 1894, p. 251.
166. — An account of the Myology of the Myomorpha, together with a Comparison of the Muscles of the various Suborders of Rodents. *Ibidem*; 1896, p. 159.
167. VIRCHOW (H.). — Ueber die Bewegungsmöglichkeiten an der Wirbelsäule und am Thorax des wilden Kaninchens. *Archiv. für Anat.*; 1915, p. 255.
168. WINDLE (B.). — On the Myology of *Dolichotis patagonica* and *Dasyprocta isthmica*. *Journal of Anat. and Physiol.*; vol. 31, 1897, p. 343-353.

7° CARNIVORES

169. ALIX (E.). — Mémoire sur la myologie du putois. *Journal de Zoologie*; t. V, 1876, p. 152-188.
170. AUER (K.). — Die Wirbelsäule der Katze. *Archiv. für Anat.*; 1914, p. 196.
171. DEWIS (C. W.). — Notes on the Myology of *Viverra civetta*. *Journal of Anat. and Physiol.*; vol. 2, 1868, p. 207-217.
172. DUVERNOY (L.). — Recherches anatomiques sur les organes du mouvement du phoque commun. *Mém. du Museum d'hist. nat.*; t. IX, 1822, p. 49-70 et 165-189.
173. ELLENBERGER (W.) et BAUM (H.). — Anatomie descriptive et topographique du chien. Trad. française (de J. DENIKER); Paris, 1894.
174. KELLEY. — *Proc. Acad. Nat. Sc. of Philadelphia*, n° 1, p. 48, année ? (cité d'après WINDLE et PARSONS, n° 185).
175. MACALISTER (A.). — On the muscular Anatomy of the Civet and Tayra. *Proceed. of the Royal Irish Acad.*; vol. 11, 1870-1874, p. 506.
176. — On the Anatomy of Aonyx. *Ibidem*; vol. 11, 1870-1874, p. 539.
177. MURIE (J.). — Researches upon the Anatomy of the Pinnipedia. I. On the Walrus (*Trichechus rosmarus* Linn.). *Trans. of the Zool. Soc. of London*; vol. 7, 1866-1872, p. 411; II. Descriptive Anatomy of the Sea-Lion. *Ibidem*; p. 527.
178. — On the Female generative Organs, Viscera and Fleshy Parts of *Hyaena brunnea* Thunberg. *Ibidem*; p. 503.
179. SHEPHERD (F.). — Short Notes on the Myology of the American Black Bear (*Ursus americanus*). *Journal of Anat. and Phys.*; vol. 18, 1884, p. 103-117.
180. STRAUSS-DURCKHEIM (H.). — Anatomie descriptive et comparative du chat. Paris, 1845.

181. TESTUT (L.). — Myologie de l'*Ursus americanus*. *Internat. Monatschr. für Anat. und Phys.*; B^d 7, 1890, p. 248.
182. VIRCHOW (H.). — Wirbelsäule und Rotatoren der Bären. *Archiv. für Anat.*; 1913, p. 41-92.
183. WATSON (M.). — On the Muscular Anatomy of *Proteles* as compared with that of *Hyæna* and *Viverra*. *Proceed. of the Zool. Soc. of London*; 1882, p. 579.
184. WATSON (M.) et YOUNG (A.). — On the Anatomy of *Hyæna crocuta* (H. *maculata*). *Ibidem*; 1879, p. 79.
185. WINDLE (B.) et PARSONS (F.). — On the Myology of the terrestrial Carnivora (P. II). *Ibidem*; 1898, p. 152.
186. YOUNG (A.). — Myology of *Viverra civetta*. *Journal of Anat. and Physiol.*; vol. 14, 1879, p. 166-177.
187. YOUNG (A.) et ROBINSON (A.). — On the Anatomy of *Hyæna striata*. *Ibidem*; vol. 23, 1889, p. 90-105 et 187-200.

8° ONGULÉS

188. BRANDT (J.). — Untersuchungen über die Gattung der Klippschliefer (*Hyrax Herm.*). *Mém. de l'Acad. Imp. des Sc. de Saint-Pétersbourg*; 7^e série, t. XIV, n° 2, 1869.
189. GEORGE. — Monographie anatomique des mammifères du genre *Daman*. *Annales des Sc. naturelles Zoologie*; 6^e série, t. I, art. 9, 1874, p. 1-260.
190. GRATIOLET (L.) et ALIX (E.). — Recherches sur l'anatomie de l'hippopotame. Paris, 1867.
191. LAVOCAT. — Nouvelles recherches sur les muscles de la girafe. *Mém. de l'Acad. des Sc., Inscr. et Belles Lettres de Toulouse*; 8^e série, t. I, 1879, p. 33.
192. MACALISTER (A.). — On the Anatomy of the *Chæropsis Liberien-sis*. *Proceed. of the Royal Irish Acad.*; vol. 11, 1870-1874, p. 494.
193. MIALL (C.) et GREENWOOD (F.). — The Anatomy of the Indian Elephant. *Journal of Anat. and Physiol.*; vol. 12, 1878, p. 261-287 et 385-400.
194. MURIE (J.). — On the Malayan Tapir, *Rhinocærus sumatranus*. *Ibidem*; II^d Series, vol. 5, 1872, p. 131-169.
195. — On the Horns, Viscera and Muscles of the Giraffe. *Annals and Mag. of Nat. Hist.*; vol. 9, Series 4, 1872, p. 177.
196. MURIE (J.) et MIVART (G.). — On the Myology of *Hyrax capensis*. *Proceed. of the Zool. Soc. of London*; 1865, p. 329.
197. REISER (E.). — Vergleichende Untersuchungen über die Skelettmuskulatur von Hirsch, Reh, Schaf und Ziege. *Philos. Fak. Inaug. Dissert.*; Bern, avril 1903.

198. VIRCHOW (H.). — Die Wirbelsäule des abessinischen Nashorn (*Biceros bicornis*) nach Form zusammengesetzt. *Sitzungsber. der Kön. Akad. der Wiss. Berlin*; 1910, p. 848-864.
199. WINDLE (B.) et PARSONS (F.). — On the myology of the Ungulata. *Proceed. of the Zoolog. Soc. of London*; 1903, p. 261.

9° CÉTACÉS ET SIRÉNIENS

200. CARTE (A.) et MACALISTER (A.). — On the Anatomy of *Balaenoptera rostrata* Gray. *Philos. Trans. of the Royal Soc. of London*; vol. 158, 1868, p. 201-261.
201. CARUS (C.). — Beiträge zur vergleichenden Muskellehre (iliocostal des Cétacés). *Zeitschrift für wiss. Zool.*; B^d III, 1851, p. 239.
202. DELAGE (Y.). — Histoire du *Balaenoptera musculus*. *Archives de Zool. génér. et expér.*; 2^e série, t. III bis, 1885.
203. GERSTÄCKER (A.). — Das Skelet des Döglings (*Hyperoodon rostratus* Post). Leipzig, 1887.
204. MACALISTER (A.). — On some points in the Anatomy of *Globiocephalus siveval* Gray. *Proceed. of the Zool. Soc. of London*; 1867, p. 477.
205. MURIE (J.). — Notes on the White-blaked Battlenose, *Lagenorhynchus albirostris* Gray. *Journal of the Linnean Soc.; Zoology*; vol. 11, 1873, p. 141-153.
206. — On the Organisation of the Coaling Whale (*Globiocephalus melas*). *Trans. of the Zool. Soc. of London*; vol. 8, 1871-1874, p. 235.
207. — On the Form and Structure of the Manatee (*Manatus americanus*); *Ibidem*, p. 127.
208. RAPP (W. v.). — Die Cetaceen. Stuttgart, 1837.
209. ROUX (W.). — Beiträge zur Morphologie der functionellen Anpassung; I. Structur eines hoch differenzierten bindgewebigen Organes (Der Schwanzflosse des Delphin). *Archiv für Anat. und Entwicklungsgesch.*; 1883, p. 76-162.
210. SCHULTE (H. v.). — Anatomy of a foetus of *Balaenoptera borealis* Lescon. *Memoirs of the Amer. Mus. of Nat. Hist.*; New Series, vol. 1, p. 6, 1916, p. 391-492.
211. SCHULTE (H. v.) et FOREST-SMITH (M. DE). — The external Characters, skeletal Muscles and peripheral Nerves of *Kogia breviceps* Blainville. *Bull. of the Amer. Mus. of Nat. Hist.*; vol. 38, art. 2, 1918, p. 7-72.
212. STANNIUS (H.). — Beiträge zur Kenntniss der amerikanischen Manati's. Rostock, 1846.
213. — Beschreibung der Muskeln des Tümmers (*Delphinus phocaena*). *Archiv für Anat., Phys. und wiss. Medicin*; 1849, p. 1-41.

214. VALLOIS (H. V.). — Les muscles de l'épisome chez les Cétacés. *Bull. de la Soc. des Sc. médicales et biol. de Montpellier*; février 1920.

10° PRIMATES

215. ALIX (E.). — Sur les caractères anatomiques de l'aye-aye. *C. R. de l'Acad. des Sciences*; 1878, 29 juillet, p. 219.
216. ALLEN (H.). — Observations on Tarsius fuscus. *Proc. of Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia*; 1897, p. 34.
217. BARDEEN (C.) et LEWIS (W.). — Development of the Limbs, Body-wall and Back in Man. *American Journal of Anat.*; vol. 1, 1901-1902, p. 1-35.
218. BLUM (F.). — Die Schwanzmuskulatur des Menschen. *Anatomische Hefte*; Bd 4, H. 13, 1894, p. 449-478.
219. BURMEISTER (H.). — Beiträge zur näheren Kenntniss der Gattung Tarsius. Berlin u. Halle, 1846.
220. BROCA (P.). — L'ordre des primates. *Bull. de la Soc. d'Anthrop. de Paris*; 2^e série, t. IV, 1869, p. 228-401.
221. CAMPEN (F. VAN) et HØVEN (J. VAN DER). — Ontleedkundig onderzoek van den Potto van Bosman. *Verh. der Koninkl. Akad. van Wet. ; Natuurkunde*; 7^{de} Deel, 1859, p. 1-77.
222. CARLET (G.). — Essai expérimental sur la locomotion humaine. *Ann. des Sc. naturelles ; Zoologie*; 5^e série, t. XVI, 1872.
223. CHUDZINSKI et JULIEN (A.). — De la colonne vertébrale chez l'homme et les anthropoïdes. *Assoc. franç. pour l'avancement des Sc.*; 5^e session, 1876, p. 592-606.
224. CRUVEILHIER (J.). — Traité d'anatomie descriptive; 4^e édition, Paris, 1862.
225. CUNNINGHAM (J.). — The Neural Spines of the Cervical Vertebrae as a Race-Character. *Journal of Anat. and Phys.*; vol. 20, 1886, p. 637-640.
226. DENIKER (J.). — Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthropoïdes. *Archives de Zool. gén. et expér.*; série 2, t. III bis, 1885.
227. DUVERNOY (M.). — Les caractères anatomiques des grands singes pseudo-anthropomorphes. *Archives du Mus. d'Hist. nat.*; t. VIII, 1855-1856, p. 1.
228. EISLER (P.). — Die Muskeln des Stammes, in « von BARDELEBEN'S Handbuch der Anatomie des Menschen ». Jena, 1912.
229. FICK (R.). — Vergleichend anatomische Studien an einem erwachsenen Orang-Utang. *Archiv für Anat. und Entwicklungsgesch.*; 1895, p. 1-96.
230. GEGENBAUR (C.). — Traité d'anatomie humaine. Traduction française, Paris, 1889.

231. GRATIOLET (L.) et ALIX (E.). — Recherches sur l'anatomie du Troglodytes Aubryi. *Nouv. Archives du Mus. d'Hist. nat.* ; 1^{re} série, t. II, 1866, p. 1.
232. HENLE (J.). — Anatomie des Menschen ; t. I, 3^{ie} Auflage ; Braunschweig, 1871.
233. HUE (E.) et BAUDOUIN (M.). — Sur les vertèbres lombaires des Néolithiques. *Bull. de la Société préhist. française* ; avril 1912.
234. JACOBI (F.). — Beitrag zur Anatomie der Steissbeinmuskulatur des Menschen. *Archiv für Anat.* ; 1888, p. 353-365.
235. KOHLBRÜGGE (J.). — Versuch einer Anatomie des genus Hylobates, in « Zool. Ergebn. einer Reise in Niederland Ost Indien » von M. Weber ; t. I et II. Leiden, 1891-1893.
236. — Muskeln und periphere Nerven der Primaten,... *Verh. der köninkl. Akad. van Wet. te Amsterdam* ; 2^{de} S, D. 5, n° 6, 1897, p. 1.
- 236 bis KUSNITZKY (E.). — Bemerkungen über die Innervation der langen Rückenmuskulatur. *Anat. Anzeiger* ; B^d 54, n° 12/13, 1921, p. 274-280.
237. KRAUSE (W.). — Handbuch der menschlichen Anatomie. 3^{ie} Aufl. ; Hannover, 1876-80.
238. LAMY (H.). — Rôle des muscles spinaux dans la marche normale chez l'homme. *N^{lle} Iconogr. de la Salpêtrière* ; t. XVIII, 1905, p. 49-60.
239. LARTSCHNEIDER (J.). — Die Steissbeinmuskeln des Menschen. *Denkschr. der K. Akad. der Wiss. ; Math. Naturw. Kl.* ; Wien, B^d 62, 1895, p. 95-136.
240. LE DOUBLE (F.). — Traité des variations du système musculaire de l'homme. Paris, 1897.
241. — Traité des variations de la colonne vertébrale de l'homme. Paris, 1912.
242. LEWIS (H.). — The Development of the Muscular System, in « Manual of Human Embryology, t. I, Ch. 11 », de F. KEIBEL et F. MALL, 1910.
243. LOTH (E.). — Beiträge zur Anthropologie der Negerweichteile (Muskelsystem). Stuttgart, 1912.
244. LUSCHKA (H.). — Der Musculus lumbocostalis des Menschen. *Archiv. für Anat., Phys. und wiss. Medicin*, 1854, p. 153-159.
245. MACALISTER (A.). — On some Points in the Myology of the Chimpanzee and others of the Primates. *Annales and Mag. of Nat. Hist.* ; volume 7, 4th series, 1871, p. 341.
246. — The muscular Anatomy of the Gorilla. *Proceed. of the Royal Irish Acad.* ; vol. 11, 1870-1874, p. 501.
247. MILNE-EDWARDS (A.) et GRANDIDIER (H.). — Histoire naturelle des Mammifères de Madagascar (Lemuriens), 1875 et seq.

248. MURIE (J.) et MIVART (G.). — Observations on the Anatomy of *Nycticebus tardigradus*. *Proceed. of the Zool. Soc. of London*; 1865, p. 240.
249. — On the Anatomy of the Lemuroidea. *Trans. of the Zool. Soc. of London*; vol. 7, 1866-1872, p. 1.
250. POIRIER (P.) et CHARPY (A.). — Traité d'anatomie humaine; t. I et II; 3^e édition, Paris, 1912-1913.
251. SOMMER (A.). — Das Muskelsystem des Gorilla. *Jenaisch. Zeitschr. für Naturwiss.* B^d 24, 1906, p. 181.
252. TESTUT (L.). — Les anomalies musculaires chez l'homme. Paris, 1884.
253. TROLARD. — Les muscles spinaux et notamment le transversaire épineux. Alger, 1892.
254. TYSON (E.). — Orang-outang, sive *Homo sylvestris* or the Anatomy of a Pygmie (en réalité, c'est un chimpanzé). London, 1699.
255. VALLOIS (H. V.). — Les muscles de l'épisme chez les Primates. *Bull. de la Soc. des Sc. méd. et biol. de Montpellier*; février 1920.
256. VIRCHOW (H.). — Ueber die tiefen Rückenmuskeln des Menschen. *Verh. der anat. Ges.*; 21 Vers. in Würzburg; 1907, p. 91.
257. — Ueber die Rückenmuskeln eines Schimpanse. *Archiv für Anat.*; 1909, p. 137-174.
258. — Die Rückenmuskeln des Schimpanse. *Ibidem*; 1914, p. 319.
259. — Ueber die Rückenmuskeln des *Erythrocebus patas*. *Ibidem*; 1916, p. 1.
260. — Die Wirbelsäule des *Cercocebus fuliginosus*. *Archiv. für Physiologie*; 1916, p. 1.
261. ZUCKERKANDL (E.). — Zur Anatomie von *Chiromys madagascariensis*. *Denkschr. der K. Akad. der Wiss.; Math. Naturw. Kl.*; Wien, B^d 68, 1900, p. 89.
-

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	1
CHAPITRE PREMIER. — Les théories générales émises sur la musculature de l'épisome	5
CHAPITRE II. — Méthodes de recherches; définitions préalables	22
CHAPITRE III. — Les muscles de l'épisome chez les poissons	27
Etude du squelette (p. 27). — Etude des muscles (p. 30): <i>a</i>) chez le Box (p. 32); <i>b</i>) principales variations chez les différentes espèces (p. 38). — Considérations générales et conclusions (p. 44).	
CHAPITRE IV. — Les muscles de l'épisome chez les batraciens.	50
Article I. — URODELA	50
Etude du squelette (p. 51). — Etude des muscles (p. 54). — Considérations générales et conclusions (p. 63).	
Article II. — ANURA	65
Etude du squelette (p. 65). — Etude des muscles (p. 68). — Considérations générales et conclusions (p. 82).	
CHAPITRE V. — Les muscles de l'épisome chez les reptiles	86
Article I. — PROSAURIA	88
Article II. — AUTOSAURI	95
Etude du squelette (p. 95). — Etude des muscles (p. 98). — Considérations générales et conclusions (p. 139).	
Article III. — OPHIDIA	144
Etude du squelette (p. 144). — Etude des muscles (p. 148). — Considérations générales et conclusions (p. 172).	
Article IV. — CHELONIA	180
Etude du squelette (p. 180). — Etude des muscles (p. 185). — Considérations générales et conclusions (p. 214).	
Article V. — CROCODYLIA	217
Etude du squelette (p. 217). — Etude des muscles (p. 221). — Considérations générales et conclusions (p. 249).	
Appendice. — REPTILES FOSSILES	254

CHAPITRE VI. — Les muscles de l'épisome chez les oiseaux.	258
Etude du squelette (p. 258). — Etude des muscles (p. 263). —	
Considérations générales et conclusions (p. 305).	
CHAPITRE VII. — Les muscles de l'épisome chez les mammi-	
fères.	311
Article I. — MAMMIFÈRES QUADRUPÈDES.	312
Etude du squelette (p. 312). — Etude des muscles (p. 323) : A) chez	
le chien (p. 327) ; B) principales variations chez les différentes	
espèces (p. 350). — Considérations générales et conclusions	
(p. 373).	
Article II. — MONOTREMATA.	381
Etude du squelette (p. 381). — Etude des muscles (p. 383). —	
Considérations générales et conclusions (p. 390).	
Article III. — CHIROPTERA.	391
Etude du squelette (p. 391). — Etude des muscles (p. 393). —	
Considérations générales et conclusions (p. 399).	
Article IV. — CETACEA ET SIRENIA.	401
Etude du squelette (p. 401). — Etude des muscles (p. 406). —	
Considérations générales et conclusions (p. 428).	
Article V. — PRIMATES.	430
Etude du squelette (p. 430). — Etude des muscles (p. 434). —	
Considérations générales et conclusions (p. 458).	
CHAPITRE VIII. — Etude d'ensemble sur les transformations	
de la musculature de l'épisome des Vertébrés.	465
I. — La disposition-type des poissons ; considérations sur sa	
genèse et son interprétation.	466
II. — Les modifications de l'épisome des urodèles ; leurs rapports	
avec le passage à la vie terrestre.	472
III. — L'épisome des reptiles ; la disparition de la segmentation	
métamérique et l'apparition de la segmentation longitudinale.	477
IV. — L'épisome des mammifères ; les rapports entre sa struc-	
ture et la nouvelle attitude du corps, à « membres dressés ».	489
CONCLUSIONS.	509
ADDENDUM.	517
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.	519

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

BOTANIQUE :

Rôle des alcaloïdes chez les végétaux.

GÉOLOGIE :

Lémuriens fossiles.

Vu et approuvé :

Paris, le 1^{er} décembre 1921.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

M. MOLLIARD.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

P. APPELL.

ÉVREUX, IMPRIMERIE CH. HÉRISSEY

